ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 76

9

СЕНТЯБРЬ

„НАУКА”
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

УДК 581.331.2 : 582.547.2
© 1991 г.

В. Н. Косенко

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ РОДА *FRITILLARIA* (*LILIACEAE*)

V. N. KOSENKO. POLLEN MORPHOLOGY IN THE GENUS *FRITILLARIA* (*LILIACEAE*)

Проведено изучение (СМ, СЭМ) морфологии пыльцы 32 видов рода *Fritillaria*. Пыльцевые зерна всех изученных видов дистально-однобороздные, без оперкулума на борозде, достаточно хорошо различаются по комплексу палиноморфологических признаков и главным образом по рисунку поверхности экзины и строению бороздной мембраны. Пыльцевые зерна *F. eduardii* собраны в тетрады или диады, у остальных видов пыльцевые зерна одиночные. Обнаружено несколько типов поверхности экзины: мелкосетчатая, сетчатая, крупносетчатая, ямчато-складчатая, неравно-бугорчатая. Палинологические данные согласуются с предложенным делением рода *Fritillaria* на подроды *Fritillaria, Rhinopetalum, Theresia, Liliorhiza, Petilium, Korolkowia*. Морфология пыльцы подтверждает самостоятельность видов *F. eduardii, F. imperialis* и *F. raddeana*.

В роде *Fritillaria* L. насчитывается около 100 видов, распространенных в Северном полушарии. Наибольшее число видов сосредоточено в Северной Америке, Юго-Западной и Восточной Азии, а также районах Средиземноморья. Анализ литературных данных по систематике родов *Fritillaria* s. str., *Rhinopetalum* Fisch. ex Alexand., *Petilium* Ludw. и *Korolkowia* Regel выявил существующие разногласия в понимании их ранга и объема. Большинство современных систематиков вслед за J. G. Baker (1874) не признает самостоятельность родов *Rhinopetalum, Petilium* и *Korolkowia* и включает их в род *Fritillaria*, однако существуют и другие точки зрения. Виды рода *Rhinopetalum* включаются в род *Fritillaria* либо в ранге подрода *Rhinopetalum* (Rix, 1977; Мордак, 1982; Тахтаджян, 1987; Rechinger, 1990), либо в ранге секций *Fritillaria* (Turrill, Sealy, 1980) или *Theresia* (Krause, 1930).

Как самостоятельный род *Rhinopetalum* приводится почти всеми советскими ботаниками, изучавшими его представителей на территории СССР (Лозина-Лозинская, 1935; Введенский, 1941, 1963; Пазий, 1971). Что касается объема рода или подрода *Rhinopetalum*, то А. С. Лозина-Лозинская признает 5 видов, а В. К. Пазий — 4, так как *R. arianum* A. Los. et Vved. она свела в синонимы *R. gibbosum* (Boiss.) A. Los. et Vved. Сомнение в отношении самостоятельности *Fritillaria karelinii* высказал E. M. Rix (1977), а K. H. Rechinger (1990) трактует этот вид как синоним *Fritillaria gibbosa.* Только 2 вида: *Fritillaria karelinii* и *F. bucharica*, из ранее описанных видов подрода *Rhinopetalum*, приводят W. B. Turrill и J. R. Sealy (1980). Остальные 3 вида (*F. gibossa, F. stenanthera* и *F. arianum*) они считают морфологически очень близкими к виду *F. karelinii* и подвергают сомнению их видовой статус. Однако все эти 3 вида принимаются Rix (Rix, Phillips, 1981).

Меньше противоречий в понимании рода *Petilium*. Современные авторы, за исключением А. И. Введенского (1941, 1963) и В. К. Пазий (1971), относят виды этого рода к подроду *Petilium* (Baker, 1874; Rix, 1977; Rechinger, 1990) или секции *Petilium* (Krause, 1930; Лозина-Лозинская, 1935; Turrill, Sealy, 1980)

Сравнительно-палиноморфологическая характеристика изученных

№	Вид	Размер пыльцевых зерен, мкм	Толщина экзины, мкм	Поверхность экзины	Поверхность бороздной мембраны
	Subgenus *Fritillaria*				
1	*F. armena*	49.9—55.6×30.7—32.6	1.9	Ямчато-складчатая	Бугорчатая
2	*F. caucasica*	63.3—71.0×36.4—38.4	1.5	Мелкосетчатая	»
3	*F. collina*	63.3—69.1×36.4—38.4	1.9	Сетчатая	Крупнобугорчатая
4	*F. kotschyana*	48.0—53.7×30.7—32.6	1.9	»	Бугорчатая
5	*F. kurdica*	55.6—61.4×26.8—28.8	1.5	»	Крупнобугорчатая
6	*F. lagodechiana*	63.3—69.1×36.4—38.4	1.9	»	»
7	*F. latifolia*	49.9—57.6×34.5—36.4	1.9	Мелкосетчатая	»
8	*F. lusitanica*	69.1—71.1×34.5—38.4	1.5	Сетчатая	Бугорчатая
9	*F. meleagroides*	51.8—57.6×32.6—36.4	1.9	»	Крупнобугорчатая
10	*F. michailovskyi*	53.7—61.4×26.8—39.7	1.5	»	»
11	*F. olgae*	61.4—65.2×32.6—34.5	1.5	»	»
12	*F. orientalis*	59.5—61.4×36.4—40.3	1.9	»	»
13	*F. pallidiflora*	74.8—80.3×48.0—55.7	1.9	»	»
14	*F. regelii*	63.3—67.2×32.1—42.2	1.9	»	»
15	*F. ruthenica*	65.2—72.9×32.6—34.5	1.5	»	»
16	*F. walujewii*	65.2—71.0×32.6—38.4	1.9	»	»
17	*F. zagrica*	49.9—53.7×34.5—36.4	1.9	Крупносетчатая	»
	Subgenus *Rhinopetalum* (Fisch.) Baker				
18	*F. bucharica*	51.8—61.4×26.8—34.5	1.5	Мелкосетчатая	Складчато-крупно-бугорчатая
19	*F. gibbosa*	51.8—55.6×30.7—34.5	1.5	Неравно-бугорчатая	»
20	*F. karelinii*	57.6—76.8×24.9—38.4	1.5	Мелкосетчатая	»
21	*F. stenanthera*	49.9—53.7×30.7—34.5	1.7	Сетчатая	»
	Subgenus *Theresia* (C. Koch) Baker				
22	*F. persica*	44.1—49.9×32.6—36.4	1.9	Мелкосетчатая	Бугорчатая
	Subgenus *Liliorhiza* (Kellog) Baker				
23	*F. affinis*	63.3—76.8×42.2—44.1	2.2	Крупносетчатая	Крупнобугорчатая
24	*F. biflora*	61.4—65.4×34.5—40.3	2.2	»	»
25	*F. camschatcensis*	55.6—63.3×40.3—53.7	1.9	»	»
26	*F. liliacea*	57.6—63.3×38.4—46.0	2.2	»	»
27	*F. pudica*	48.0—65.2×30.7—42.2	1.9	Мелкосетчатая	»
28	*F. recurva*	63.3—67.2×38.4—42.2	2.3	Крупносетчатая	»
	Subgenus *Petilium* (L.) Baker				
29	*F. eduardii*	91.2—101.3×48.0—57.6	1.9	Крупносетчатая	Неравно-крупнобугорчатая
30	*F. imperialis*	76.8—80.6×28.8—34.6	1.9	Ямчато-складчатая	Крупнобугорчатая
31	*F. raddeana*	63.3—67.2×40.3—44.1	1.9	Крупносетчатая	Неравно-крупнобугорчатая
	Subgenus *Korolkowia* (Regel) Baker				
32	*F. sewerzowii*	61.4—76.8×34.5—42.2	2.2	Мелкосетчатая	Складчато-крупнобугорчатая

рода *Fritillaria*. В. К. Пазий отмечает для территории Средней Азии 2 вида: *Petilium eduardii* (Regel) Vved. и *P. raddeanum* (Regel) Vved. При этом необходимо заметить, что З. П. Бочанцева (1963), а позднее Turrill и Sealy (1980) указывают на неправомерность выделения вида *Fritillaria eduardii* Regel как самостоятельного, видов *Fritillaria* (тип апертур — дистально-1-бороздный)

Особенности строения элементов поверхности экзины			Расположение ячей на поверхности
размер ячей, мкм	толщина стенок, мкм	строение стенок	
0.4—0.5	0.1—0.2	Сплошные, извилистые	Равномерное
0.4—0.5	0.4—0.5	» »	»
1.0—2.0; 0.2—0.5	0.4—0.5	» »	Неравномерное
1.0—2.0; 0.2—0.5	0.4—0.5	» »	Равномерное
1.0—2.0; 0.2—0.5	0.4—0.5	» »	»
1.0—2.0; 0.2—0.5	0.4—0.5	» »	Неравномерное
0.8—1.0; 0.1—0.2	0.4—0.5	» »	Равномерное
1.0—2.0; 0.1—0.4	0.5	» »	»
0.8—2.0; 0.1—0.4	0.4—0.5	» »	»
1.0—2.0	0.4—0.5	» »	»
1.0—2.0; 0.1—0.4	0.4—0.5	» »	Неравномерное
1.0—2.0; 0.2—0.5	0.4—0.5	» »	»
1.0—2.0; 0.2—0.5	0.4—0.5	» »	»
1.0—2.0; 0.4—0.5	0.4—0.5	» »	»
0.8—1.0; 0.2—0.4	0.4—0.5	» »	Равномерное
1.0—2.5; 0.2—0.4	0.4—0.5	» »	Неравномерное
2.0—4.5; 0.2—0.4	0.4—0.5	» »	»
0.5—1.0	0.4—0.5	Дробные, извилистые	Равномерное
Удлиненные бугорки размером 0.5—1.0×0.3—0.4 расположены равномерно			
0.5—1.0	0.4—0.5	Дробные, извилистые	Равномерное
0.8—2.0; 0.2—0.4	0.4—0.5	Сплошные, извилистые	Неравномерное
0.5—1.0	0.8—1.0	Дробные, извилистые	Равномерное
1.0—4.5	0.8—1.0	Сплошные, извилистые	Равномерное
1.0—3.0; 0.2—0.5	0.8—1.0	» »	»
1.0—4.0; 0.2—0.4	1.0	» »	Неравномерное
2.0—4.5; 0.1—0.4	1.0	» »	Равномерное
0.5—0.8	0.8—1.0	Дробные, извилистые	»
1.0—3.5; 0.2—0.4	0.4—1.0	Сплошные, извилистые	»
1.0—4.0; 0.2—0.4	0.8—1.0	Дробные, извилистые	Равномерное
Складки размером 0.5—1.0×0.2—0.4 расположены равномерно			
1.0—2.0; 0.2	0.8—1.0	Дробные, извилистые	Равномерное
0.8—1.0; 0.1	0.8—1.0	Сплошные, извилистые	Равномерное

отличного от *F. imperialis* L. По мнению Turrill и Sealy (1980), вид *F. eduardii* надо понимать как *F. imperialis* var. *inodora* Regel. Однако Rix, знаток рода *Fritillaria*, считает *F. eduardii* самостоятельным видом, промежуточным между *F. raddeana* и *F. imperialis* (Rix, Phillips, 1981).

Аналогично вышеназванным родам монотипный род *Korolkowia* одними авторами рассматривался в составе рода *Fritillaria* (Baker, 1874; Krause, 1930), другими — как самостоятельный род (Лозина-Лозинская, 1935; Введенский, 1941, 1963; Пазий, 1971). Окончательно решить вопрос о таксономическом ранге *Korolkowia* позволило сравнительно-морфологическое, онтогенетическое и кариологическое исследование *Korolkowia sewerzowii* (Regel) Regel и видов *Fritillaria* (Баранова, Захарьева, 1981). На основании изучения комплекса морфологических признаков (формирование луковицы в онтогенезе, строение околоцветника, форма нектарников, строение рыльца и столбика, способ прикрепления пыльника к тычиночной нити, строение кариотипа) авторы подтвердили принадлежность *Korolkowia sewerzowii* к роду *Fritillaria* (*F. sewerzowii*).

Настоящая работа посвящена изучению морфологии пыльцы рода *Fritillaria* с целью получения дополнительных признаков для решения таксономических вопросов. На современном уровне данная группа растений палиноморфологически не изучена. В литературе имеются сведения о морфологии пыльцы отдельных видов рода *Fritillaria*, полученные на световом микроскопе (Куприянова, 1948; Заклинская, 1950; Романов, 1954; Ikuse, 1956; Морфология..., 1960; Nair, Sharma, 1965; Radulescu, 1973; Меликян, Авакян, 1975; Schulze, 1980; Тарасевич, 1983; Рябкова, 1987). Пыльцевые зерна лишь нескольких видов рода *Rhinopetalum* флоры Кавказа были исследованы с помощью сканирующего (Меликян, Авакян, 1979), а вида *F. caucasica* — трансмиссионного (Мейер, 1975) электронных микроскопов.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили пыльцевые зерна, взятые с гербарных образцов главным образом коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), а также гербариев Института ботаники АН АрмССР (ERE), Института ботаники ГССР (TBI) и Главного Ботанического сада АН СССР (MHA). Изученные нами виды, представленные в таблице, расположены по системе рода *Fritillaria*, разработанной J. G. Baker (1874) и принятой Rix (1977) и Rechinger (1990). Внутри подродов виды расположены в алфавитном порядке и не отражают существующие между ними взаимоотношения.

Были изучены следующие образцы. *Fritillaria armena* Boiss.: АзССР, НахАССР, Шахбузский р-н, близ болота Бабатаг, 1947, И. Ильинская, А. Гроссгейм, М. Кирпичников;[1] АрмССР, Алагез, 1930, Р. Карапетян. *F. caucasica* Adams.: окр. оз. Лиси, 1962, Ш. Кутателадзе (TBI). *F. collina* Adams (*F. lutea* Bieb.): Кабардино-Балкарская АССР, ущ. р. Хуламский Черек, с. Карасу, 1968, С. Харкевич (ERE). *F. kotschyana* Herb.: АзССР, Талыш, 1946, И. Ильинская, М. Кирпичников; АзССР, Лерикский р-н, Люлякеран, 1968, И. Абдуллаева. *F. kurdica* Boiss. et Noë: НахАССР, между селениями Нус-Нус и Гянза, 1966, И. Абдуллаева. *F. lagodechiana* Charkev.: ГССР, Лагодехи, гора Хочал-Даг, 1939, О. Капеллер (TBI). *F. latifolia* Willd.: ГССР, окр. г. Боржоми, Ломис-Мта, В. Козловский; Юго-Осетинский горно-луговой стационар, Средне-Ерманское ущелье, 1938, Е. и Н. Буш; Абхазская АССР, Рица-Авадхарский заповедник, гора Аджара, 1964, Е. Мордак; ГССР, 8 км от Мамисонского перевала, 1978, Т. Заиконникова. *F. lusitanica* Wikstr.: Nueno (Espagne), prov. d'Huesca, 1974, N 626, L. Villar (MHA). *F. meleagroides* Petrin et Schult. ex Schult. fil.: Тургайская обл., Иргизский уезд, 1924, Н. Андреев; КазССР, Кокчетавская обл., 10 км от Чкалова, 1955, № 2522, Т. Исаченко; Туркестан, 1908, № 94, Б. Федченко. *F. michaylowskyi* Fomin: Турция, Карская обл., Каракурт, 1914, № 196, С. Туркевич. *F. olgae* Vved.: ТаджССР, Гиссарский хр., ущ. Вармоник, 1964, № 2526, Р. Камелин и др.; УзССР, окр. пос. Ургут, ущ. Ташиссык, 1979, № 75—75а, Р. Камелин, Мамедов. *F. orientalis* Adam: Кабардино-Балкарская АССР, ущ. Черек Безенгийский (Хуламский), окр. с. Карасу, 1968, С. Харкевич; Кабардино-Балкарский заповедник, 1987, № 1403, Н. и Е. Портениер. *F. pallidiflora* Schrenk: Сырдарьинская обл., 1878, № 154, А. Регель. *F. regelii* Losinsk.: Дарваз между Колай-Хумбом и Сарыдашем, 1897, № 4933, С. Коржинский. *F. ruthenica* Wikstr.: окр. г. Уральска, близ сельхозучилища, 1911, № 325, В. Бородин. *F. walujewii* Regel: КазССР, хр. Терскей Алатоо, верховья р. Джеты-Огуз, 1968, Н. Горбунова; КазССР, Ошская обл., Янги-Наукат, 1976, М. Михайлова; КиргССР, Ферганский хр., долина р. Яссы, 1965, М. Пряхин. *F. zagrica*

---

[1] Для образцов по коллекции (LE) место хранения не приводится.

Stapf.: Iran, inter Tabriz et Ahar, 1976, № 19286, P. Wendelbo, M Asisadi (MHA); Iran, Hamadan, 1962, N 1108, P. Furse. *F. bucharica* Regel: ТаджССР, Кондара, 1986, В. Косенко; ТаджССР, хр. Газимайлик, Ходжа-Бекоб, 1956, № 3352, П. Овчинников, А. Чукавина; ТаджССР, Кондара, ущ. Квак, 1965, А. Тахтаджян; ТаджССР, устье р. Кулом, 1977, № 4, Р. Камелин и др.; ТаджССР, гора Ходжа-Мумин, 1976, А. Чукавина, Каримова (ERE). *F. gibbosa* Boiss.: Iran, prov. Tehran, 1975, N 15291, P. Wendelbo, Foroughi (MHA); ТССР, Бадхыз, совхоз Кала-и-Мор, 1951, Мосолов; АзССР, долина р. Аракс, 15 км к северо-западу от г. Нахичевань, 1942, И. Тумаджанов; ТССР, Бадхыз, окр. колхоза Ходжагарт 1, 1956, Приходько; ТССР, Бадхыз, Ер-Ойлан-Дуз, 1972, И. Левичев. *F. karelinii* (Fisch.) Regel: Тургайская обл., Иргизский уезд, Б. Барсуки, 1904, № 24, В. Дубянский; Аральское море, о. Барса-Кельмес, 1957, № 19, В. Рашек; Восточное Прибалхашье, пески Кара-Кум, к юго-востоку от ст. Актогай, 1958, Русляева. *F. stenanthera* Regel: Зап. Тянь-Шань, верх. р. Ангрен, окр. с. Аблык, 1944, № 34, Г. Сумневич; УзССР, Чаткальский заповедник, Баш-Кызыл-Сай, 1975, В. Косенко. *F. persica* L.: Iran, Lorestan, Azna, 1962, N 1496, P. Furse: Iran, Azna, 1963, N 679, B. Mathew. *F. affinis* (Schult.) Sealy: Canada, British Columbia, 1956, N 16826, J. Calder et al.; California, Santa Clara County, 1904, A. Helder. *F. biflora* Lindl.: California, 1892, C. Winkler; Oregon, 1887. T. Howell. *F. camschatcensis* (L.) Ker-Gawl.; о-в Сахалин, против лимана р. Амур, 1912, О. Дербек; Русский о-в возле Тобизина, 1928, В. Принада; Ю. Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинска, 1950, М. Попов; Алеутские о-ва, о-в Атту, 1909, В. Иогансен; Аляска, 1934, № 396, I. Norberg. *F. liliacea* Lindl.: California, Alameda County, 1913, N 2309, H. Walker. *F. pudica* (Pursh) Spreng.: E. Washington, 1880, T. Howell: Utan, 1880, N 1717, M. Jones. *F. recurva* Benth.: Oregon, Douglas County, 1884, T. Howell; California, Hartweg, N 2007. *F. eduardii* Regel: ТаджССР, хр. Терай, у Николаевского спуска, 1986, В. Косенко; ТаджССР, гора Ходжа-Якуб, пер. Арган-Ган, 1962, № 878, М. Попов и др.; ТаджССР, хр. Ренген-Тау, 1954, № 17, Г. Сидоренко, Р. Бадритдинова; Южный Таджикистан, хр. Гардани-Ушти, окр. кишлака Оби-Рихни, 1947, № 274, Г. Непли; ТаджССР, Вахшский хр., Рагун, 1986, В. Косенко; ТаджССР, Кондара, 1986, В. Косенко. *F. imperialis* L.: Иран, пров. Азербайджан, гора Сахенд, 1916, № 818, А. Шелковников, Н. Шипчинский; Афганистан, г. Кабул, Пагман, 1965, № 7, З. Артюшенко. *F. raddeana* Regel: Закаспийская обл., между Кара-Калой и постом Чакан-Кала, 1916, № 6, Е. Черняховская; Закаспийская обл., ущ. Алты-Тогдан, 1916, № 306, Е. Черняховская. *F. sewerzowii* Regel: КазССР, хр. Коржантау, берег р. Чирчик, 1938, Пятаева; УзССР, окр. г. Ташкента, сел. Каплан-Бек, 1954, № 3, С. Юзепчук, Е. Черняховская; КазССР, Ошская обл., Янги-Наукат, ущ. Тилисай, 1976, М. Михайлова; УзССР, Кураминский хр., у начала дороги Коканд—Ташкент, 1965, М. Пряхин.

Результаты и обсуждение

Пыльцевые зерна всех изученных видов рода *Fritillaria* дистально-1-бороздные, как правило, одиночные, лишь у одного вида — *F. eduardii* — сохраняются в тетрадах или диадах (табл. IV, *9*, *12*); крупные (бо̀льшинство видов) или значительно реже (*F. persica*) среднего размера; типично лодочковидной формы (табл. I, *5*; II, *8*), в очертании с полюса от продолговато-эллипсоидальной до широко-эллипсоидальной формы (табл. I, *6*; II, *4—6*; III, *2*, *8*; IV, *5*, *6*, *10*, *11*). Борозда широкая, доходит до концов пыльцевого зерна; у вида *F. raddeana* (табл. IV, *5*) концы борозды заходят на проксимальную сторону. Оперкулум на борозде всех видов рода *Fritillaria* отсутствует. Поверхность экзины сетчатая (большинство видов подрода *Fritillaria, F. stenanthera*) (табл. I, *3*, *4*; II, *7*; III, *4*), крупносетчатая (большинство видов подрода *Liliorhiza, F. eduardii, F. raddeana*) (табл. III, *6*, *7*, *10*, *11*; IV, *2*), мелкосетчатая (*F. latifolia, F. caucasica, F. karelinii, F. bucharica, F. persica, F. pudica*) (табл. I, *2*; II, *3*, *10*, *11*; III, *12*; IV, *3*), ямчато-складчатая (*F. armena, F. imperialis*) (табл. II, *1*; IV, *1*), неравно-бугорчатая (*F. gibbosa*) (табл. III, *3*). У видов, пыльцевые зерна которых имеют сетчатую экзину, возможно различное расположение ячей на поверхности: равномерное и неравномерное, т. е. наиболее крупные ячеи находятся в центре проксимальной стороны, и размер ячей постепенно уменьшается по направлению к концам пыльцевого зерна и краям борозды (табл. I, *6*; II, *4*, *6*). При равномерном расположении полоса из более мелких ячей окружает борозду, а на остальной поверхности они одного размера. Сетчатая поверхность характеризуется двумя типами ячей по размеру: крупными (0.8—2.0 мкм) и между ними или на их стенках — цепочка из более мелких ячей или ямок размером 0.1—0.4 мкм. У видов с крупносетчатой экзиной ячеи двух типов: крупные (1.0—4.5 мкм) окружены мелкими (0.1—0.5 мкм) и располагаются чаще равномерно (*F. eduardii, F. affinis, F. biflora, F. liliacea, F. camschatcensis*) (табл. III, *8*) и реже неравномерно (*F. recurva*). Стенки ячей также чаще сплошные, извилистые, значительно шире, чем у видов с сетчатой экзиной, и равны 0.8—1.0 мкм (табл. III, *10*, *11*). Среди видов с крупносетчатой экзиной выделяются *F. eduardii* и *F. raddeana*, имеющие дробные стенки ячей, образованные из отдельных элементов, а точнее, из сближенных головок столбиков эктэкзины (табл. IV, *2*, *4*). Мелкосетчатая экзина характеризуется меньшими размерами ячей (0.4—1.0 мкм), равномерно расположенных на поверхности пыльцевого зерна. Причем у вида *F. latifolia* стенки ячей сплошные и нередко с ямками или перфорациями (табл. I, *2*), а у вида *F. caucasica* ячеи сетки размером 0.4—0.5 мкм и стенки ячей без перфораций (табл. II, *3*). У видов *F. karelinii, F. bucharica, F. pudica* стенки ячей мелкосетчатой экзины извилистые и дробные (табл. II, *10*; III, *12*). По строению стенок ячей эти виды сходны с видами *F. eduardii* и *F. raddeana*, имеющими пыльцевые зерна с крупносетчатой экзиной (табл. IV, *2*, *4*). Неравно-бугорчатая экзина, выделенная нами только у одного вида *F. gibbosa*, образована отдельными бугорками до 1.0 мкм дл. и 0.3—0.4 мкм шир. (табл. III, *3*). Ямчато-складчатая экзина отличается от неравно-бугорчатой наличием взаимосвязанных и переходящих друг в друга складок, неравных по длине (до 1.0 мкм), 0.4—0.5 мкм толщ. (табл. II, *1*; IV, *1*).

Строение борозды и поверхность бороздной мембраны также являются хорошим признаком, позволяющим разграничить как виды рода *Fritillaria*, так и подроды. В большинстве случаев край борозды неровный или реже рваный; мембрана образована (покрыта) почти округлыми, неравными по размеру бугорками диам. до 0.5 мкм (бугорчатая мембрана — табл. II, *2*) и 0.5—1.0 мкм (крупнобугорчатая мембрана — табл. II, *9*). Более четко выражен и оформлен край борозды у видов *F. bucharica, F. karelinii, F. gibbosa, F. persica*, и поверхность бороздной мембраны у них складчато-крупнобугорчатая (табл. III, *1*). Вид *F. raddeana* отличается от остальных изученных видов по строению борозды, которая очень мелкая и широкая, заходящая своими концами на проксимальную сторону (табл. IV, *5*). Хорошо оформленную борозду с неравно-крупнобугорчатой мембраной имеют пыльцевые зерна *F. eduardii* (табл. IV, *6*, *9*, *12*). Несмотря на то что мембрана борозды пыльцевых зерен *F. eduardii*, так же как и у вида *F. raddeana*, неравно-крупнобугорчатая, эти виды различаются по форме и строению бугорков на мембране: у *F. eduardii* бугорки уплощенные, неправильной угловатой формы, размером 2.0—2.5×1.0—1.5 мкм, а у вида *F. raddeana* бугорки представляют собой фрагменты разрушенной эктэкзины.

Таким образом, виды рода *Fritillaria* достаточно хорошо различаются по палиноморфологическим признакам, главным образом по рисунку поверхности экзины, размерам и строению образующих его элементов, по форме и строению борозды, в меньшей степени — по толщине экзины, размеру и форме пыльцевых зерен.

Полученные нами палиноморфологические данные в целом согласуются с системой рода, разработанной Baker (1874). Виды типового подрода *Fritillaria* характеризуются, как правило, пыльцевыми зернами с сетчатой экзиной и сплошными стенками ячей. Среди изученных видов этого подрода выделяются виды *F. armena* (ямчато-складчатая экзина), *F. latifolia* и *F. caucasica* (мелкосетчатая экзина), имеющие более мелкий рисунок на поверхности пыльцевого зерна, а также *F. zagrica* с крупносетчатой экзиной. Вне зависимости от характера поверхности экзины виды подрода *Fritillaria* различаются по размеру бугорков на поверхности бороздной мембраны, по расположению ячей на поверхности экзины (равномерное и неравномерное) и менее значительно — по размеру пыльцы и толщине экзины. Обнаруженное различие по типу поверхности экзины у видов *F. armena* и *F. caucasica* согласуется с ранее проведенными исследованиями (Меликян, Авакян, 1975, 1979) и подтверждает самостоятельность этих видов, которая вызывала сомнение у некоторых систематиков, например у А. Гроссгейма (1940).

В отличие от опубликованных ранее материалов (Тарасевич, 1983) нам не удалось обнаружить оперкулум на борозде пыльцевых зерен *Fritillaria*. Пыльцевые зерна всех изученных видов *Fritillaria* не имеют крышечки на борозде. Без сомнения, этот признак является характеристикой данного рода.

В сочетании с другими палиноморфологическими признаками основным при отграничении видов подрода *Rhinopetalum* от представителей других подродов рода *Fritillaria* является строение бороздной мембраны (складчато-крупнобугорчатая). В свою очередь виды подрода *Rhinopetalum* различаются по рисунку поверхности экзины и строению стенок ячей. Наиболее сходными по морфологии пыльцы являются виды *F. karelinii* и *F. bucharica*, в то время как вид *F. gibbosa* отличается от остальных видов этого подрода неравно-бугорчатой экзиной. Пыльцевые зерна *F. stenanthera* имеют типично сетчатую поверхность, аналогичную таковой у большинства видов подрода *Fritillaria*. В литературе неоднократно (Rix, 1977; Turrill, Sealy, 1980; Rechinger, 1990) указывалось на полиморфизм вида *F. gibbosa* по признакам внешней морфологии. Наши результаты, возможно, согласуются с отмеченной ранее вариабельностью растений *F. karelinii* и *F. gibbosa*, но сам факт наличия палиноморфологических различий заслуживает должного внимания и не может быть не учтен при дальнейшем изучении этих групп растений с целью уточнения их таксономического ранга.

Вид *F. persica* по ряду палинологических признаков обособлен внутри рода *Fritillaria*, и это полностью согласуется с выделением его в самостоятельный подрод *Theresia*. Для вида этого подрода характерны наиболее мелкие в роде пыльцевые зерна с мелкосетчатой, достаточно толстой экзиной, хорошо сформированной бороздой, складчато-крупнобугорчатой бороздной мембраной, дробными извилистыми стенками ячей.

Отдельную группу видов по строению пыльцы (более крупный размер пыльцевых зерен, широко-эллипсоидальная форма, крупносетчатая более толстая экзина, простые извилистые стенки ячей, равномерное расположение ячей на поверхности, представляют изученные нами североамериканские виды и восточно-азиатский вид *F. camschatcensis*, что подтверждает правомерность выделения их в отдельный подрод *Liliorhiza*. Единственным исключением из изученных североамериканских видов является *F. pudica*, имеющий мелкосетчатую экзину с дробными стенками ячей (табл. III, *12*). По строению стенок ячей и расположению их на поверхности пыльцевого зерна вид *F. pudica* проявляет определенное сходство с видами *F. bucharica*, *F. karelinii* (подрод *Rhinopetalum*), *F. persica* (подрод *Theresia*). На морфологическую обособленность вида *F. pudica* указывал ранее K. Krause (1930), помещая его в отдельную секцию *Amblirion* Endl.

Подрод *Petilium*, представленный тремя видами (*F. eduardii*. *F. raddeana*, *F. imperialis*), является гетерогенным по строению пыльцевых зерен. Виды этого подрода очень хорошо различаются по набору палинологических признаков, что не согласуется с мнением Turrill, Sealy (1980) об идентичности *F. eduardii* и *F. imperialis* var. *inodora*. Изученные нами образцы видов *F. eduardii* и *F. imperialis* очень существенно различаются по морфологии пыльцы. Для всех изученных растений вида *F. eduardii* характерны пыльцевые зерна, собранные в тетрады или диады (табл. IV, *9*, *12*), иногда распадающиеся при ацетолизной обработке. У вида *F. imperialis* пыльцевые зерна одиночные, как и у остальных видов рода *Fritillaria*. В дополнение к этому у вида *F. eduardii* экзина крупносетчатая, ячеи неравные по размеру и равномерно распределены по поверхности, стенки ячей дробные, извилистые. У пыльцевых зерен вида *F. imperialis* экзина ямчато-складчатая.

Пыльцевые зерна *F. sewerzowii* (подрод *Korolkowia*) также дистально-1-бороздные, одиночные, крупные, лодочковидные, в очертании с полюса продолговато-эллипсоидальные (табл. IV, *10*, *11*). Борозда широкая, доходит до концов пыльцевого зерна, без крышечки. Экзина толщ. 2.2 мкм, мелкосетчатая (табл. IV, *3*). Ячеи округлые, размером 0.8—1.0 мкм, между ними ямки или более мелкие ячеи размером 0.1 мкм. Стенки ячей сплошные. Сетка равномерная. Мембрана борозды складчато-крупнобугорчатая (табл. IV, *7*). Выявленная у *F. sewerzowii* мелкосетчатая экзина характерна и для представителей других видов рода *Fritillaria*, в частности *F. latifolia, F. caucasica* (подрод *Fritillaria*), *F. bucharica* и *F. karelinii* (подрод *Rhinopetalum*), *F. persica* (подрод *Theresia*), *F. pudica* (подрод *Liliorhiza*). При этом у пыльцевых зерен *F. sewerzowii*, так же как и у видов *F. latifolia* и *F. caucasica*, стенки ячей сплошные, в то время как у других видов с мелкосетчатой экзиной стенки ячей дробные. Достаточным признаком, позволяющим отличить вид *F. sewerzowii* от видов *F. latifolia* и *F. caucasica*, является форма ячей сетки. У *F. sewerzowii* ячеи почти округлые (табл. IV, *3*), а у *F. latifolia* и *F. caucasica* ячеи неправильной формы (табл. I, *2*). По строению бороздной мембраны пыльцевые зерна *F. sewerzowii* очень сходны с пыльцевыми зернами видов *F. persica, F. bucharica, F. karelinii, F. gibbosa, F. stenanthera.* Другими словами, виды ирано-туранских подродов *Rhinopetalum, Theresia, Korolkowia* имеют пыльцевые зерна со складчато-крупнобугорчатой мембраной (табл. IV, *7*) и по этому признаку значительно отличаются от представителей остальных подродов *Fritillaria* (табл. I, *8*; II, *2*). Некоторое сходство по строению бороздной мембраны с этой группой видов имеют пыльцевые зерна *F. eduardii* (табл. IV, *6*).

Анализ палинологических признаков позволяет отметить некоторые эволюционные уровни. Согласно имеющимся литературным данным (Walker, 1974, 1976; Мейер, 1977, 1980) и учитывая полученные результаты, к признакам, свидетельствующим о приспособительной эволюции пыльцевых зерен цветковых растений наряду с другими относятся: значительная редукция покрова эктэкзины, наличие четких столбиков, расположенных с определенной закономерностью на поверхности пыльцевого зерна. Исходя из этого, по-видимому, наиболее примитивной является мелкосетчатая экзина со сплошными стенками ячей (*F. latifolia, F. caucasica*), а наиболее продвинутой следует считать крупносетчатую экзину с дробными стенками ячей (отдельные виды подрода *Petilium*). Высказанная точка зрения об эволюционных уровнях строения экзины сочетается с другими палиноморфологическими признаками, а именно строением борозды и ее мембраны, формой пыльцевых зерен. У видов с крупносетчатой экзиной борозда более широкая с четким краем, пыльцевые зерна более овальной формы, в тетрадах, бороздная мембрана неравно-крупнобугорчатая (*F. eduardii*).

В результате выполненного сравнительно-палиноморфологического исследования рода *Fritillaria* можно сделать следующие выводы.

1. Палиноморфологическими родовыми признаками, позволяющими отличать род *Fritillaria* от других родов сем. *Liliaceae* s. l., являются: крупные, дистально-1-бороздные пыльцевые зерна, отсутствие оперкулума на борозде, сетчатая и крупносетчатая экзина с двумя типами ячей (по размеру) на поверхности.

2. Строение оболочки пыльцевых зерен не дает основания для принятия высказанной ранее (Лозина-Лозинская, 1935; Введенский, 1941, 1963; Пазий, 1971) точки зрения о самостоятельности родов *Rhinopetalum, Korolkowia* и *Petilium* и согласуется с мнением исследователей (Baker, 1874; Rix, 1977; Rechinger, 1990) о разделении рода *Fritillaria* на подроды *Fritillaria, Rhinopetalum, Theresia, Petilium, Korolkowia, Liliorhiza.* Основными признаками пыльцевых зерен, позволяющими разграничивать подроды, являются рисунок поверхности экзины и строение бороздной мембраны.

3. Видоспецифичными признаками рода *Fritillaria* следует считать форму и размер пыльцевых зерен, толщину и тип поверхности экзины, расположение ячей.

4. Среди пыльцевых зерен, обнаруженных у видов рода *Fritillaria*, наиболее примитивными, по-видимому, следует считать пыльцевые зерна с мелкосетчатой

экзиной и простыми стенками ячей (виды подрода *Fritillaria*), наиболее продвинутыми — пыльцевые зерна с крупносетчатой экзиной с дробными стенками ячей, собранные в тетрады (*F. eduardii*, подрод *Petilium*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. В., Захарьева О. И. О таксономическом ранге *Korolkowia* (*Liliaceae*) (морфология, онтогенез, кариотип) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 2. С. 197—207. — *Бочанцева З. П.* К морфологии и биологии представителей родов петилиум, корольковия и ринопеталум // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1963. Вып. 2. С. 5—35. — *Введенский А. И.* Роды *Korolkowia, Rhinopetalum, Fritillaria, Petilium* // Флора Узбекской ССР. Ташкент: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 1. С. 468—473. — *Введенский А. И.* Роды *Korolkowia, Rhinopetalum, Petilium* // Флора Таджикской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 2. С. 239—246. — *Гроссгейм А. А.* Род *Fritillaria* // Флора Кавказа. Баку: Изд-во АзФАН, 1940. Т. 2. С. 144—148. — *Заклинская Е. Д.* Сем. *Liliaceae* // Пыльцевой анализ. М.: Госгеолитиздат, 1950. С. 301—302. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1948. Сер. 1. Вып. 7. С. 163—262. — *Лозина-Лозинская А. С.* Роды *Fritillaria, Korolkowia, Rhinopetalum* // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 758. — *Мейер Н. Р.* Архитектоника пыльцы растений // Природа. 1975. № 6. С. 23—31. — *Мейер Н. Р.* Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1977. 48 с. — *Мейер Н. Р.* Вероятные направления эволюции спородермы голосеменных и некоторых покрытосеменных // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 86—92. — *Меликян А. П., Авакян К. Г.* Сравнительно-анатомическое и палинологическое исследование армянских представителей рода *Fritillaria* L. // Биол. журн. Армении. 1975. Т. 28, № 11. С. 61—67. — *Меликян А. П., Авакян К. Г.* Ультраструктура оболочки пыльцевых зерен представителей родов *Fritillaria* и *Rhinopetalum* в связи с их систематическими взаимоотношениями // Уч. зап. Ерев. ун-та. Естеств. науки. 1979. № 1. С. 98—102. — *Мордак Е. В.* Сем. *Liliaceae* // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 72—91. — *Морфология* пыльцы растений Китая. Пекин, 1960. 276 с. (кит. яз.). — *Пазий В. К.* Роды *Korolkowia, Rhinopetalum, Petilium* // Определитель растений Средней Азии. Ташкент: Изд-во ФАН УзССР, 1971. Т. 2. С. 89—94. — *Романов И. Д.* Тетрадная пыльца у *Fritillaria eduardii* -Rgl. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59, вып. 6. С. 61—70. — *Рябкова Л. С.* Палинография флоры Таджикской ССР. Осоковые—Портулаковые. Л.: Наука, 1987. 108 с. — *Тарасевич В. Ф.* Род *Fritillaria* // Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. С. 127—150. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Baker J. G.* Revisio of the genera and species of *Tulipeae* // J. Linn. Soc. 1874. Vol. 14. P. 211—310. — *Ikuse M.* Pollen grains of Japan. Tokyo, 1956. 303 p. — *Krause K. Liliaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. Bd 15a. S. 227—386. — *Nair P. K. K., Sharma M.* Pollen morphology of *Liliaceae* // J. Palynology. 1965. N 1. P. 38—61. — *Radulescu D.* Recherches morpho-palynologiques sur la familie *Liliaceae* // Acta Bot. Horti Buc. 1972—1973. P. 133—243. — *Rechinger K. H. Fritillaria* // Flora Iranica. Graz—Austria. 1990. N 165. P. 61—76. — *Rix E. M. Fritillaria* L. (*Liliaceae*) in Iran // Iran J. Bot. 1977. Vol. 1, N 2. P. 75—95. — *Rix E. M., Phillips R.* The bulb book. London: Pan Books Ltd., 1981. 192 p. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. VI. Der Umfang der *Liliaceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller Univ. Jena. Math.-Nat. R. 1980. Bd. 29, N 4. S. 607—636. — *Turrill W. B., Sealy J. R.* Studies in the genus *Fritillaria* (*Liliaceae*) // Hooker's Icones Plant. 1980. Vol. 39. Part 1—2. P. 1—280. — *Walker J. W.* Evolution of the exine structure in the pollen of primitive angiosperms // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61, N 8. P. 891—902. — *Walker J. W.* The evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms // The evolutionary significance of the exine. London: Linnean Soc., 1976. P. 251—308.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 16 X 1990

SUMMARY

The pollen of 32 species from the genus *Fritillaria* has been examined using the light and scanning electron microscopes. The pollen of all species investigated is monosulcate, nonoperculate and the species differ in the character and fractional structure of exine surface. So, several types of exine surface are recognized, e. g. the micro- and macroreticulate, reticulate, foveolate-plicate and tuberculate. There is a correlation between taxonomy and pollen morphology. The species *F. eduardii* has tetrad or dyad pollen grains, while other species possess single pollen grains.

УДК 581.47 : 581.48 : 582.635.5
© 1991 г.

Т. И. Кравцова

КАРПОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PARIETARIA* (*URTICACEAE*). ПЛОД И СЕМЯ

T. I. KRAVTSOVA. CARPOLOGICAL CHARACTERISTICS OF REPRESENTATIVES OF THE GENUS *PARIETARIA* (*URTICACEAE*). FRUIT AND SEED

Приводятся результаты сравнительного морфолого-анатомического исследования орешковидных плодов и семян 15 видов рода *Parietaria*. У *P. judaica* и *P. serbica* изучено также формирование перикарпия и семенной кожуры. Показано, что морфологическое и анатомическое строение плодов и семян у представителей рода довольно однообразно, а перикарпий и семенная кожура имеют упрощенное строение. Полученные данные согласуются с системой рода, предложенной А. В. Ярмоленко (1941) (за исключением родового ранга подродов), и свидетельствуют в пользу самостоятельности видов *P. diffusa, P. nitens, P. kemulariae*. Близкие виды *P. diffusa, P. caespitosa* и *P. littoralis* не различаются по структуре плода и семени.

Настоящая статья является продолжением карпологического изучения представителей рода *Parietaria* L. В предыдущих работах (Кравцова, 1990, 1991) исследовано строение вторичного покрова плодов, образованного разрастающимся и сохраняющимся околоцветником (плоды антокарпии, или антокарпические плоды, по A. Jussieu, 1855) или околоцветником и обверткой из элементов соцветия. Выявлено значительное морфолого-анатомическое разнообразие структуры вторичного покрова, частично обусловленное гетерокарпией, показаны возможные пути преобразования плодов в процессе эволюции рода. В результате исследования подтвердилось мнение предыдущих авторов (Ярмоленко, 1941; Miller, 1971, и др.) о большом значении структуры вторичного покрова плодов для систематики рода *Parietaria*.

Неоднократно признавалось, что признаки морфологического строения мелких орешковидных плодов (Ball, 1964; Miller, 1971; Chrtek, 1973, и др.) и анатомической структуры перикарпия и семенной кожуры (Василевская, Оганесян, 1977) также важны для систематики рода *Parietaria*. Вместе с тем, как уже отмечено нами ранее (Кравцова, 1990), очевидна недостаточная изученность карпологии данного рода.

В этой статье приводятся результаты сравнительного морфолого-анатомического изучения семян и мелких орешковидных плодов 15 видов рода *Parietaria* из обоих подродов и всех секций согласно системе, предложенной А. В. Ярмоленко (1941).[1]

Подрод *Parietaria*: *P. officinalis* L. (секция *Euparietaria* Jarm. (=*Parietaria*), подсекция *Manocyma* Jarm.), *P. diffusa* Mert. et Koch, *P. caespitosa* Jarm. ex Schchian, *P. littoralis* Schchian, *P. cretica* L. (подсекция *Pycnocyma* Jarm.),

---

[1] Ярмоленко в работе 1941 г. возвел подрод *Freirea* рода *Parietaria* в ранг рода, что впоследствии не было принято ботаниками. Поэтому в настоящей статье, как и в современной ботанической литературе и в более ранней работе Ярмоленко 1936 г., за таксоном *Freirea* сохранен ранг подрода.

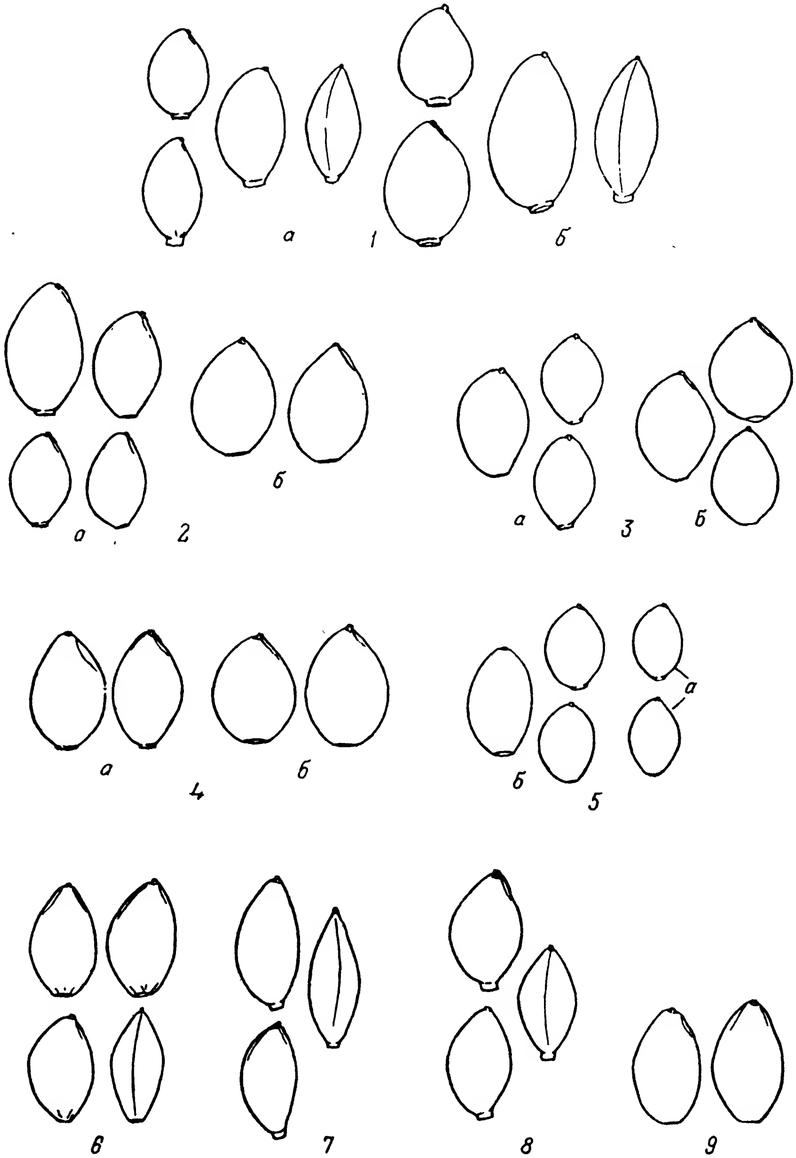


Рис. 1. Плоды представителей рода *Parietaria*. Вид с боковой и спинной сторон.

1 — P. officinalis, 2 — P. diffusa, 3 — P. littoralis, 4 — P. caespitosa, 5 — P. cretica, 6 — P. judaica, 7 — P. nitens, 8 — P. kemulariae, 9 — P. ruschanica, 10 — P. serbica (с территории СССР), *11 — P. lusitanica, 12 — P. serbica* (из Югославии), *13 — P. micrantha, 14 — P. alsinifolia, 15 — P. floridana, 16 — P. humifusa; а* — плоды 1-го типа, развиваются из обоеполых цветков; *б* — плоды 2-го типа, развиваются из пестичных цветков. Показаны плоды нескольких экземпляров одного вида.

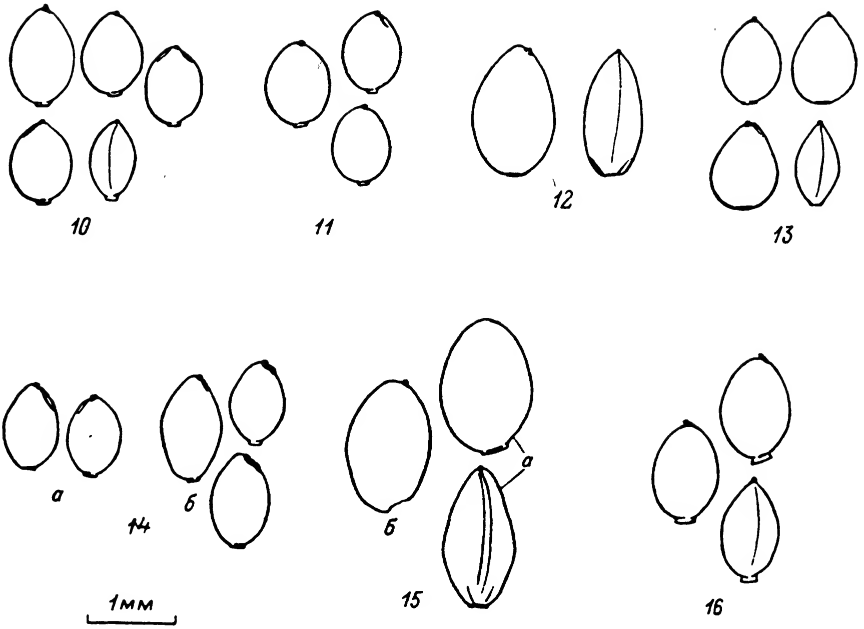


Рис. 1 (*продолжение*).

Морфология орешковидных плодов у представителей рода *Parietaria*

Вид	Тип плода по происхождению	Длина, мм	Форма	Цвет	Ножка	Толщина перикарпия, мкм
P. officinalis	1	1.0—1.6	Эллиптические до продолговато-эллиптических и яйцевидные, слегка или значительно асимметричные	Черные	Имеется, длинная	35—45
	2	1.0—2.0	Яйцевидные, широко-яйцевидные или эллиптические, слегка или значительно асимметричные			
P. diffusa	1	0.9—1.7	Яйцевидные и узко-яйцевидные, иногда эллиптические, слегка или значительно асимметричные	Коричневые и оливковые	Отсутствует или слабо выражена	25—35
	2	1.0—1.4	Яйцевидные и широко-яйцевидные, слегка асимметричные		Отсутствует	
P. littoralis	1	1.0—1.2	Яйцевидные и узко-яйцевидные, слегка асимметричные	Оливковые	Слабо выражена	25—35

Таблица (*продолжение*)

Вид	Тип плода по происхождению	Длина, мм	Форма	Цвет	Ножка	Толщина перикарпия, мкм
	2	1.0—1.4	Яйцевидные и широко-яйцевидные, слегка асимметричные		Отсутствует	
P. caespitosa	1	1.2—1.3	Яйцевидные, слегка асимметричные	Коричневые	Слабо выражена	25—35
	2	1.0—1.2	Яйцевидные и широко-яйцевидные, слегка асимметричные		Отсутствует	
P. cretica	1	0.8—1.0	Яйцевидные, почти симметричные	Оливковые	Отсутствует или слабо выражена	10—15
	2	0.8—1.5	Яйцевидные, широко-яйцевидные, асимметричные			
P. judaica		1.0—1.5	Яйцевидные и узко-яйцевидные, асимметричные, иногда симметричные	Коричневые и оливковые	В основном отсутствует	20—25
P. nitens		1.4—1.5	Эллиптические и узко-эллиптические, асимметричные с оттянутым основанием	Оливковые	Имеется, длинная	20—25
P. kemulariae		1.0—1.3	Яйцевидные, асимметричные	»	То же	20—25
P. ruschanica		1.0—1.4	Яйцевидные или эллиптические, асимметричные	»	Отсутствует или имеется	20—25
P. serbica (с территории СССР)		0.9—1.1	Яйцевидные и широко-яйцевидные, слегка асимметричные	Коричневые	Имеется, короткая	15—20
P. serbica (из Югославии)		1.3—1.75	Яйцевидные, почти симметричные	Черные	Отсутствует	—
P. micrantha		0.8—1.2	Яйцевидные и широко-яйцевидные, симметричные или слегка асимметричные (главным образом в основании)	Оливковые, коричневые, зеленовато-коричневые	В основном отсутствует	15—20
P. alsinifolia		0.8—1.8	Яйцевидные, почти симметричные	Коричневые и оливковые	Слабо выражена	15—20
P. floridana		1.3—1.5	Эллиптические, в основании асимметричные	Светло-коричневые	Имеется, короткая	45—50
P. humifusa		1.0—1.1	Яйцевидные, симметричные	Коричневые и оливковые	Имеется, длинная	25—30

Примечание. Плоды 1-го типа развиваются из обоеполых цветков, плоды 2-го типа — из пестичных.

P. judaica Strand., *P. nitens* C. Koch, *P. kemulariae* Schchian, *P. ruschanica* Jarm. ex Ikonn. (секция *Parietariella* Jarm.).

Подрод *Freirea* (Gaud.) Kom.: *P. serbica* Panč., *P. lusitanica* L. (секция *Eufreirea* Jarm. (=*Freirea*)), *P. micrantha* (Ledb.) Jarm. (секция *Freireopsis* Jarm.), *P. humifusa* Gray, *P. floridana* Nutt.[2] (секция *Pseudofreirea* Jarm.), *P. alsinifolia* Delile (секция *Rumicella* Jarm.).

Материал и методика

Материал по всем видам был получен из Гербария Ботанического института АН СССР, плоды *P. judaica* и *P. serbica* собраны автором на Северном Кавказе (Пятигорск, Алагир), а также любезно привезены из Пятигорска, Махачкалы и Южного Казахстана (Буралдай, Чимкентская обл.) Ш. А. Гусейновым и сотрудниками БИН О. П. Быковой, А. Л. Шевардой, В. Н. Храмцовым, за что автор приносит им свою благодарность.

Плоды изучали по возможности в 2—3 или более повторностях у экземпляров, взятых из разных точек ареала; учитывали такие морфологические признаки плодов, как размеры (длина и ширина), форма, степень асимметрии, цвет, наличие и длина ножки, положение остатка столбика, положение и диаметр рубчика. Для изучения анатомического строения и развития плодов их фиксировали в 70%-ном спирте, сухие плоды размачивали в смеси: глицерин—спирт—вода (1 : 1 : 1); срезы изготовляли из средней части плода по методике микротомных парафиновых срезов, окрашивали генциан-виолетом с подкраской оранжем-Ж. Поверхность семенной кожуры исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35.

Результаты исследования и обсуждение

Морфология орешковидного плода. Орешковидные[3] плоды представителей рода *Parietaria* (см. таблицу; рис. 1, *1—16*) образованы одним плодолистиком. Они мелкие, 0.8—2.0 мм дл., 0.5—1.0 мм шир., билатеральные, яйцевидные или эллиптические, слегка сжатые с боков, с дорсальной стороны ребристые, симметричные или в разной степени асимметричные, с острой или туповатой верхушкой, на которой заметен очень маленький (точечный) остаток столбика; основание плода усеченное или имеет небольшую ножку, несущую округлый рубчик диам. 0.2—0.3 мм; плоды гладкие, блестящие, от черных до светло-коричневых, заключены в сохраняющиеся при них структуры, указанные выше.

У ряда видов: *P. officinalis* (рис. 1, *1*, *а*, *б*), *P. diffusa* (рис. 1, *2*, *а*, *б*), *P. littoralis* (рис. 1, *3*, *а*, *б*), *P. caespitosa* (рис. 1, *4*, *а*, *б*), *P. cretica* (рис. 1, *5*, *а*, *б*), *P. alsinifolia* (рис. 1, *14*, *а*, *б*), имеющих гетероморфные по вторичному покрову плоды двух типов (развивающиеся из обоеполых цветков — 1 тип, из пестичных — 2 тип), проводили сравнение орешковидных плодов 1-го и 2-го типов. Оно показало, что различия небольшие и не всегда (не у всех видов и не у всех образцов одного вида) выражены. Различия касаются главным образом их размера и формы: плоды 2-го типа в основном несколько крупнее и шире, эллиптические, яйцевидные и широко-яйцевидные, тогда как среди плодов 1-го типа встречаются продолговато-эллиптические и узко-яйцевидные. У *P. alsinifolia*

---

[2] Согласно описаниям N. G. Miller (1971), изученный образец следует, скорее, отнести к виду *P. pensylvanica* Muhl. ex Willd.

[3] В литературе плод представителей этого рода часто называют семянкой (Weddell, 1856—1857; Miller, 1971; Chrtek, 1974, и др.), однако его околоплодник имеет довольно твердую консистенцию. Формирование плода одним плодолистиком возможно позволяет также называть этот плод орешком, хотя данный термин обычно применяют только к отдельному плодику апокарпных плодов (Левина, 1987).

(рис. 1, *14*, *а*, *б*) тем не менее форма плодов обоих типов одинакова — яйцевидная. В отношении асимметрии плодов отмечено, что среди видов *P. officinalis, P. diffusa, P. littoralis, P. caespitosa* она больше выражена у плодов 1-го типа, у *P. cretica* — у плодов 2-го типа, для других видов характерна более или менее одинаковая степень асимметрии плодов обоих типов. Плод 1-го типа чаще с тупой, а не с острой верхушкой, на которой остаток столбика находится обычно не в центре, как у большинства плодов 2-го типа, а с боковой стороны, у *P. officinalis* и *P. diffusa* — исключительно с боковой стороны верхушки. Иногда плоды разного типа различаются по наличию ножки, например, у видов *P. littoralis* и *P. caespitosa* (рис. 1, *3*, *а*, *б*, *4*, *а*, *б*).

Некоторые обнаруженные морфологические различия орешковидных плодов 1-го и 2-го типов соответствуют различиям их вторичного покрова и имеют определенное биологическое значение: более мелкие и, следовательно, более легкие плоды 1-го типа снабжены вторичными покровами, делающими их приспособленными к анемохории (Кравцова, 1990). Более крупные и тяжелые плоды 2-го типа заключены в другой вторичный покров и являются, по крайней мере у некоторых видов (*P. officinalis, P. diffusa* и др.), барохорными или имеют другой коэффициент парусности.

Сравнительное изучение плодов в пределах рода *Parietaria* (см. таблицу; рис. 1) показало, что отдельные виды можно диагностировать по морфологическим признакам плодов. Так, *P. officinalis* (рис. 1, *1*) отличается более крупными и черными плодами с длинной ножкой, по особенностям формы плодов выделяются виды *P. nitens* (рис. 1, *7*), *P. serbica* из Югославии (рис.1, *12*) и *P. floridana* (рис. 1, *15*); последний вид выделяется также светло-коричневым цветом плодов. Вместе с тем и некоторые близкие виды, например, *P. judaica, P. nitens, P. kemulariae* различаются по морфологии плода, о чем будет сказано ниже.

У двух подродов рода *Parietaria* нет резких различий по морфологии плодов. В отличие от типового подрода (рис. 1, *1—9*) для подрода *Freirea* (рис. 1, *10—16*) характерны в основном более мелкие и более симметричные плоды, часто с тупой верхушкой и без оттянутого основания.

Секции подрода *Parietaria* также слабо различаются по данным признакам. Секция *Parietariella* (рис. 1, *6—9*) отличается от первой секции (рис. 1, *1—5*) в основном лишь отсутствием широко-яйцевидных плодов и расположением рубчика преимущественно на боковой стороне основания, что, возможно, связано с наличием у этих видов только плодов 1-го типа.

В секции *Parietaria* подсекция *Manocyma*, представленная *P. officinalis* (рис. 1, *1*), существенно отличается, как указано выше, от других видов секции и всего рода; во второй подсекции (*Pycnocyma* , рис. 1, *2—5*) более мелкими и зеленовато-коричневыми плодами выделяется вид *P. cretica* (рис. 1, *5*); близкие виды *P. diffusa* (рис. 1, *2*), *P. littoralis* (рис. 1, *3*), *P. caespitosa* (рис. 1, *4*) не диагностируются по морфологическим признакам плода.

Во второй секции подрода (рис. 1, *6—9*) у видов *P. nitens* (рис. 1, *7*) и *P. kemulariae* (рис. 1, *8*) имеется более или менее длинная ножка плода; особенностью *P. nitens* является, кроме того, узкоэллиптическая асимметричная форма плода с тупой верхушкой и удлиненным основанием. Для *P. judaica* (рис. 1, *6*) ножка плода не характерна, в основном она отсутствует или довольно слабо выражена, что отличает этот вид от двух предыдущих. Виды *P. judaica* и *P. ruschanica* (рис. 1, *9*) не различаются по морфологии плодов.

В пределах подрода *Freirea* часть исследованных видов за исключением видов секции *Pseudofreirea* (рис. 1, *15, 16*) и *P. serbica* из Югославии (рис. 1, *12*), как и секции, различаются по морфологии плодов нечетко, в основном по выраженности ножки рубчика (у *P. micrantha* (рис. 1, *13*) она, как правило, отсутствует), форме верхушки (у *P. micrantha* более вытянута) и степени асимметричности (плоды *P. serbica* (рис. 1, *10*) в основном более асимметричны, чем плоды у других видов). Близкие виды *P. serbica* и *P. lusitanica* (рис. 1, *11*) имеют очень

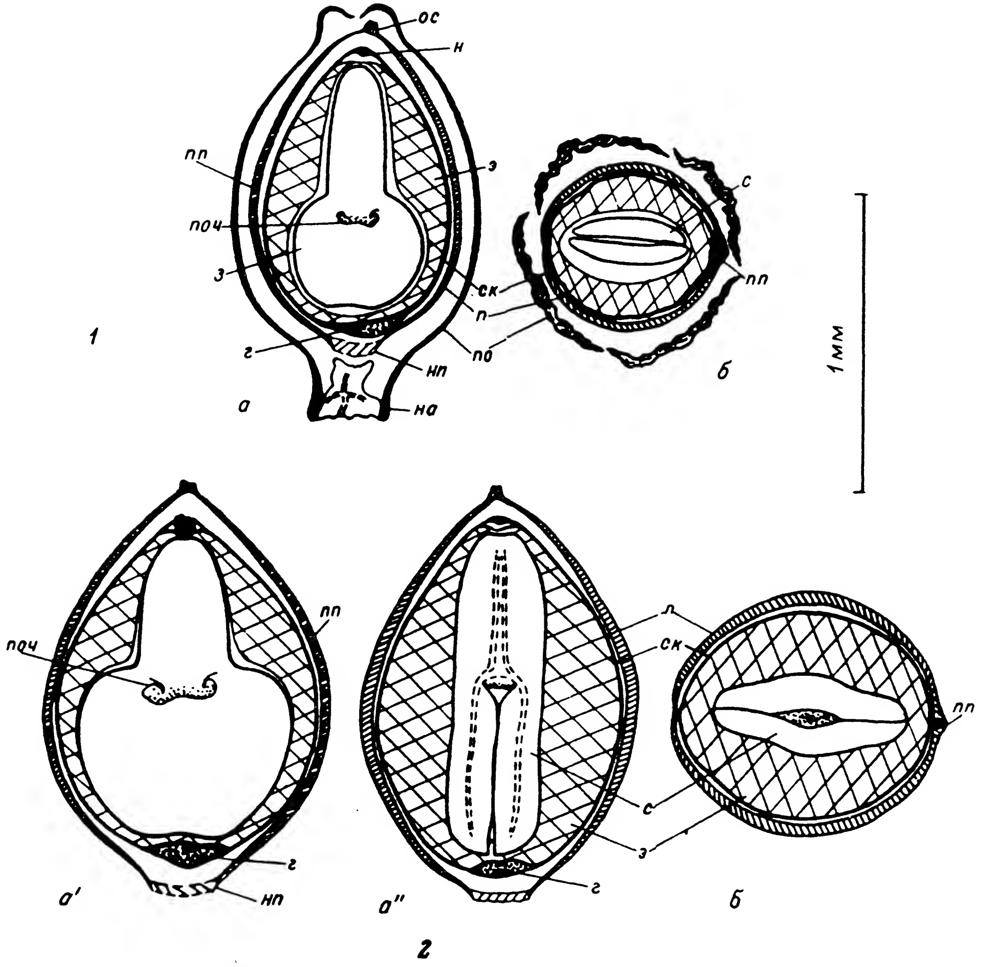


Рис. 2. Плоды представителей рода *Parietaria* на продольных (*а*, *а'*, *а''*) и поперечном (*б*) срезах (*а'* и *а''* — во взаимно перпендикулярных плоскостях).

1 — *P. serbica* (плод в антокарпии), *2* — *P. diffusa*. *г* — гипостаза, *з* — зародыш, *н* — остаток нуцеллярной ткани, *на* — ножка антокарпия, *нп* — ножка плода, *ос* — остаток столбика, *п* — перикарпий, *по* — покров плода, образованный околоцветником, *поч* — почечка зародыша, *пп* — проводящий пучок, *с* — семядоли, *ск* — семенная кожура, *э* — эндосперм.

сходные плоды. От них резко отличаются по размеру и цвету два образца плодов *P. serbica* из Югославии (Serbia, Ilic, 1889, N 1090 a; Suva Planina (Studena), 10 IX 28, Th. Soška), что свидетельствует, на наш взгляд, о принадлежности их другому виду.

Нужно отметить, что размах внутривидовой изменчивости морфологических признаков плода у изученных видов различен. Наибольшая изменчивость плодов по размерам и форме обнаружена у *P. officinalis* — представителя, по-видимому, самой древней в роде (Ярмоленко, 1941; Василевская, Оганесян, 1978) подсекции *Manocyta*. Меньшее, но также значительное варьирование плодов имеется у *P. diffusa*. У более молодых видов рода — *P. judaica*, *P. serbica*, *P. alsinifolia*, — особенно с переходом к одному типу плода, размах его морфологической изменчивости уменьшается, плоды довольно однообразны по всему ареалу вида.

В перикарпии орешковидных плодов можно различить один проводящий пучок единственного плодолистика (рис. 2). Семя не вплотную примыкает к перикарпию, особенно у верхушки и в основании, где образуются воздушные

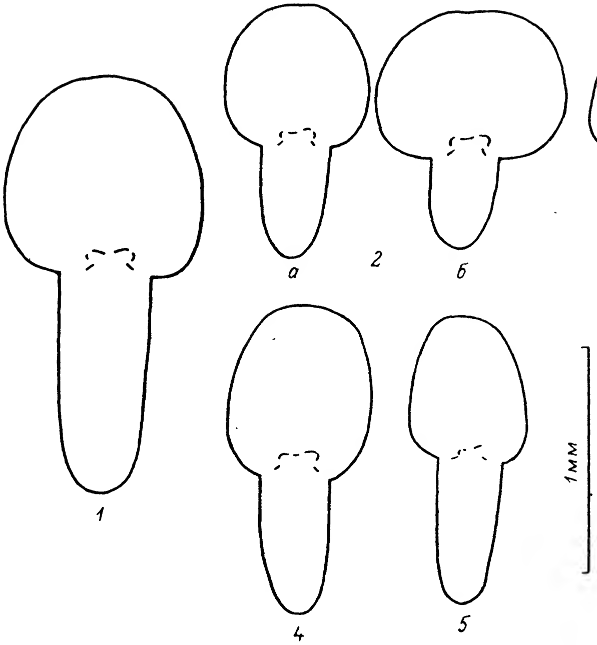


Рис. 3. Зародыш представителей рода *Parietaria* (типового подрода).

1 — *P. officinalis* (2-й тип плода), *2* — *P. littoralis*, *3* — *P. cretica*, *4* — *P. judaica*, *5* — *P. nitens* (*a* — 1-й тип плода, *б* — 2-й тип).

полости плода; оно покрыто очень тонкой пленчатой семенной кожурой; эндосперм довольно обильный, содержит белок и масло. В зародыше можно различить мясистые семядоли, гипокотиль-корневую ось и почечку с двумя листовыми бугорками. Ножка плода заполнена рыхлой тканью из кристаллоносных клеток; в основании семени и в области микропиле заметны остатки нуцеллярной ткани из окрашенных флобафенами клеток; ткань, образованная сплющенными и содержащими пигмент клетками, в основании семени представляет собой гипостазу.

Форма и величина зародыша (рис. 3) определяются параметрами плода и могут заметно меняться у вида (у разных типов плода и в пределах одного типа), при этом варьируют ширина семядолей и длина гипокотиль-корневой оси. Для плодов 1-го типа (рис. 3, *2, а, 3, а, 4, 5*) характерны зародыши с меньшей, чем у 2-го типа (рис. 3, *2, б, 3, б*), шириной семядолей. У представителей подрода *Freirea* по сравнению с типовым подродом зародыши в основном более мелкие, как и сами плоды. В подроде *Parietaria* большими размерами зародыша и длинной гипокотиль-корневой осью, превышающей длину семядолей, выделяется вид *P. officinalis* из подсекции *Manocyma* (рис. 3, *1* — изображен зародыш плода 2-го типа), что соответствует более крупным плодам этого вида. Виды подсекции *Pycnocyma* и секции *Parietariella* различаются по форме зародыша: у первых (рис. 3, *2, 3*) гипокотиль-корневая ось короче или равна по длине семядолям, у вторых (рис. 3, *4, 5*) — длиннее или равна им, семядоли ýже.

Перикарпий. Перикарпий у исследованных видов тонкий, не более 40—50 мкм (рис. 4, *1, а, 2, а*), состоит из 3—4 слоев клеток. Наружная эпидерма с утолщенными за счет отложения пектиновых веществ и гемицеллюлоз (Василевская, Оганесян, 1977) оболочками клеток, окрашена содержащимися в полости клеток и оболочках флобафенами в коричневые тона; у *P. officinalis* оболочки этих клеток зеленые. Окраска обусловлена, по-видимому, не хлорофиллом. Под эпидермой у большинства видов можно видеть два тонких темноокрашенных коричневых слоя, границы между этими слоями и клетками гиподермального слоя плохо различимы; наиболее окрашенный гиподермальный слой образован уплощенными клетками, самый внутренний слой перикарпия не сохраняет клеточную структуру, состоит из сплющенных и окрашенных оболочек клеток двух или более слоев.

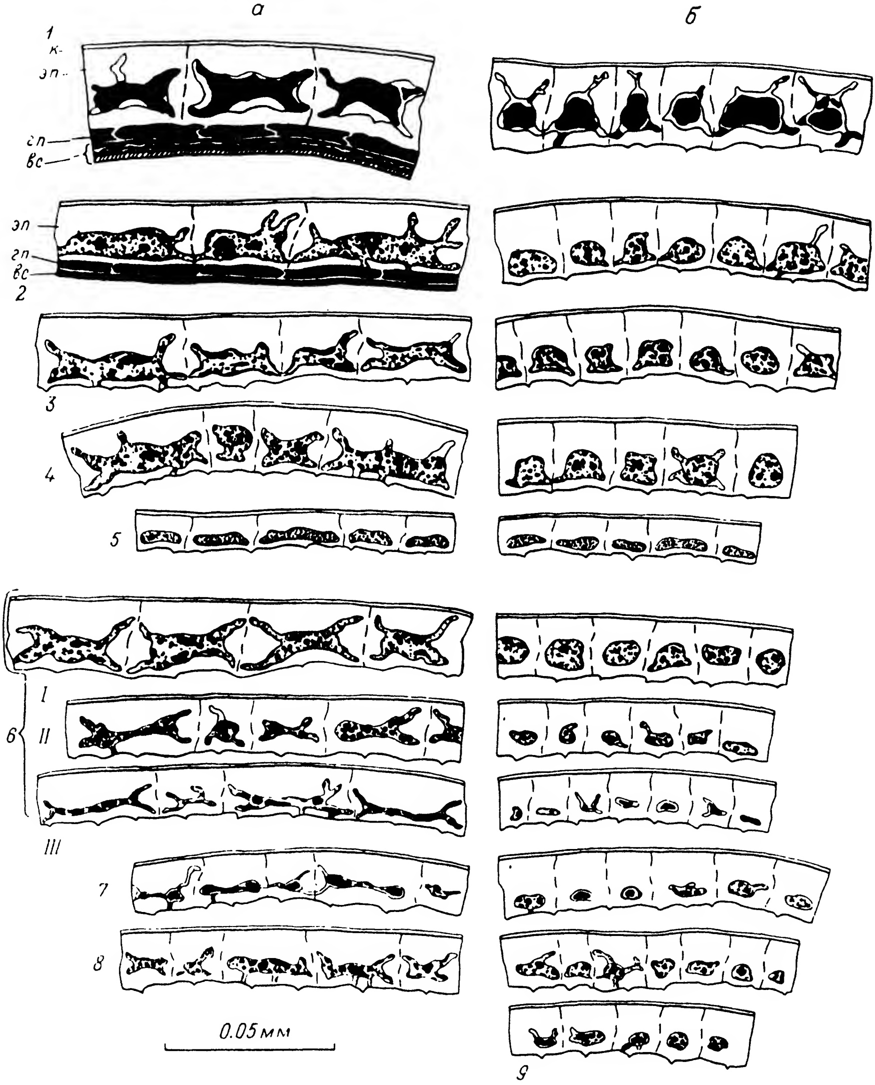


Рис. 4. Перикарпий (*1*, *а*, *2*, *а*) и эпидерма перикарпия у представителей рода *Parietaria* (*а* — на продольном срезе плода, *б* — на поперечном).

1 — *P. officinalis*, *2* — *P. diffusa*, *3* — *P. caespitosa*, *4* — *P. littoralis*, *5* — *P. cretica*, *6* — *P. judaica* (*I*—*III* — разные образцы), *7* — *P. ruschanica*, *8* — *P. nitens*, *9* — *P. kemulariae*, *10* — *P. humifusa*, *11* — *P. floridana*, *12* — *P. serbica*, *13* — *P. micrantha*, *14* — *P. alsinifolia*; *вс* — внутренние слои перикарпия, *гп* — гиподерма, *к* — кутикула, *эп* — эпидерма перикарпия.

У *P. officinalis* (рис. 4, *1*, *а*) в перикарпии можно различить бо́льшее (4) число слоев. Слой, находящийся под гиподермой, характеризуется наличием флобафенов не только в оболочках, но и в полостях клеток, самый внутренний слой перикарпия узкий, слабо окрашен. Сверху перикарпий покрыт кутикулой 0.4—0.7 мкм толщиной. Наиболее толстая кутикула (до 0.7 мкм) обнаружена у плодов *P. alsinifolia*, *P. caespitosa*, *P. judaica*, *P. serbica*.[4]

---

[4] Плоды *P. serbica* анатомически изучены только у образцов с территории СССР.

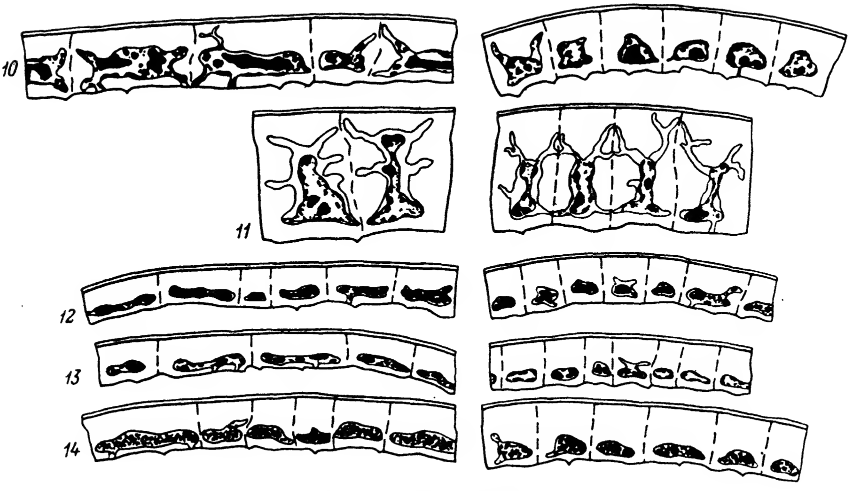


Рис. 4 (*продолжение*).

Клетки эпидермы перикарпия 12—42 мкм высотой, с сильно утолщенными наружными тангенциальными и радиальными стенками, толщина внутренней стенки меньше и различна у изученных видов. Эпидермальные клетки, как это видно по форме их полости, на продольном срезе (рис. 4, *а*) тангентально удлиненные, в основном с неравномерно утолщенными стенками, на поперечном срезе (рис. 4, *б*) более или менее радиально вытянуты, границы между эпидермальными клетками не видны. Высота эпидермы и соответственно толщина перикарпия максимальны в средней части плода (на уровне почечки зародыша) и наименьшие в его основании и у верхушки. В плане (вид сверху) эпидермальные клетки перикарпия имеют извилистые радиальные стенки, очень сходные у изученных видов.

Обнаружено, что у разного типа плодов одного вида растения толщина перикарпия несколько различна — у более мелких плодов 1-го типа перикарпий немного (на несколько микрометров) тоньше за счет меньшей высоты эпидермальных клеток.

Сравнительное изучение перикарпия показало, что его структура в пределах рода довольно однообразна. Виды и надвидовые таксоны различаются главным образом по степени пигментированности эпидермы перикарпия и ее строению (см. таблицу; рис. 4) — величине клеток, мощности и характеру утолщения клеточных оболочек, что заметно в основном лишь на продольных срезах перикарпия (рис. 4, *а*).

В подроде *Parietaria* наиболее мощная эпидерма перикарпия имеется у *P. officinalis* (рис. 4, *1, а, б*): клетки с неравномерно утолщенными стенками, наружная тангенциальная стенка сильно утолщена в центральной части клеток и меньше по краям, благодаря чему их полость имеет *х*-образную форму; она почти целиком заполнена флобафенами в виде крупных глобул (на рис. 4 окрашены черным).

У *P. diffusa* клетки эпидермы перикарпия (рис.4, *2, а, б*) менее высокие, по сравнению с предыдущим видом имеют более равномерные утолщения оболочки и более тонкую внутреннюю тангенциальную стенку; их полость с меньшим числом разнообразных «выростов» содержит флобафены в виде некрупных глобул.

Виды *P. caespitosa* (рис. 4, *3, а, б*) и *P. littoralis* (рис. 4, *4, а, б*) очень сходны по строению перикарпия между собой и с *P. diffusa*. Особенностью мелких плодов *P. cretica* является наиболее мелкоклетная эпидерма перикарпия (рис. 4, *5, а, б*), причем клетки характеризуются равномерно утолщенными оболочками и очень тонкой внутренней тангенциальной стенкой.

Исследованные виды секции *Parietariella* — *P. judaica* (рис. 4, *6, I—III, а, б*), *P. ruschanica* (рис. 4, *7, а, б*), *P. nitens* (рис. 4, *8, а, б*), *P. kemulariae* (рис. 4, *9*) — не различаются по строению перикарпия. Для этих видов характерны невысокие узкие, вытянутые вдоль плода эпидермальные клетки перикарпия с маленькой, часто щелевидной полостью и неравномерно утолщенными оболочками, флобафены иногда заполняют почти всю полость клеток; несколько более равномерное утолщение оболочек этих клеток по сравнению с другими видами наблюдается у *P. ruschanica* (рис. 4, *7, а, б*).

В пределах наиболее изученного вида *P. judaica* (всего исследовано 11 образцов) обнаружено варьирование строения эпидермы перикарпия: в основном оно соответствует приведенному выше описанию (рис. 4, *6, II, III*), однако у плодов нескольких образцов структура перикарпия сходна с таковой у *P. diffusa* и близких видов (рис. 4, *6, I*). В пределах растения строение перикарпия не меняется.

Сравнение видов подрода *Parietaria* показало, что у *P. officinalis, P. diffusa* и близких видов структура перикарпия довольно значительно меняется в пределах плода: в его средней части, с одной стороны, и у верхушки плода и в основании — с другой, различны величина клеток эпидермы, а также характер и мощность утолщений клеточных оболочек. У *P. cretica,* как и у видов секции *Parietariella*, резкие различия эпидермальных клеток перикарпия по величине и структуре отсутствуют.

У представителей подрода *Freirea* строение эпидермы перикарпия (рис. 4, *10—14*) так же разнообразно, как и у типового подрода. В этом отношении *P. humifusa* (рис. 4, *10, а, б*) сходен с *P. diffusa* и близкими видами. *P. serbica* (рис. 4, *12, а, б*), *P. micrantha* (рис. 4, *13, а, б*), *P. alsinifolia* (рис. 4, *14, а, б*) по строению перикарпия сходны между собой и с *P. cretica*, отличаются от последнего вида более неравномерным утолщением клеточных оболочек эпидермы. *P. floridana* (рис. 4, *11, а, б*) выделяется среди других исследованных видов рода радиально вытянутыми клетками эпидермы перикарпия с очень неравномерно утолщенными и слабо окрашенными оболочками и лишь следами флобафенов в полости клеток.

Формирование перикарпия прослежено у *P. serbica* и *P. judaica*. У обоих видов эти процессы сходны, однако у *P. judaica* стенка завязи и развивающегося плода толще, состоит не из 4, как у *P. serbica*, а из 5 слоев клеток. В несформированной завязи *P. serbica* (рис. 5, *1*) эпидермальный слой выделяется более крупными клетками с большими ядрами и густой цитоплазмой. После оплодотворения клетки двух внутренних слоев перикарпия сильно разрастаются, вакуолизируются, достигая окончательной величины на стадии развитого ядерного эндосперма (рис. 5, *2*); наружная эпидерма и гиподерма остаются более мелкоклетными, богатыми цитоплазмой; утолщение наружной тангенциальной стенки эпидермальных клеток наблюдается вскоре после оплодотворения, переход к клеточному эндосперму сопровождается утолщением всех клеточных стенок эпидермы перикарпия. Формирующееся семя с развитым клеточным эндоспермом и зародышем на поздней глобулярной стадии заключено в перикарпий, в котором клетки эпидермы и гиподермы достигают окончательной величины, а клетки двух внутренних слоев начинают уплощаться и местами сминаются. Слой внутренней эпидермы облитерирован, когда зародыш достигает 1/2—1/3 своей длины (рис. 5, *3*), в это время наружная эпидерма перикарпия почти полностью сформирована, в гиподерме обнаруживаются пластиды; позже оба внутренних слоя перикарпия деформируются (рис. 5, *4*), их утолщенные оболочки составляют внутренний слой перикарпия. В почти зрелом плоде клетки гиподермы, как и эпидермальные клетки, содержат большое количество флобафенов. При дозревании и высыхании плода происходит уплощение клеток гиподермального

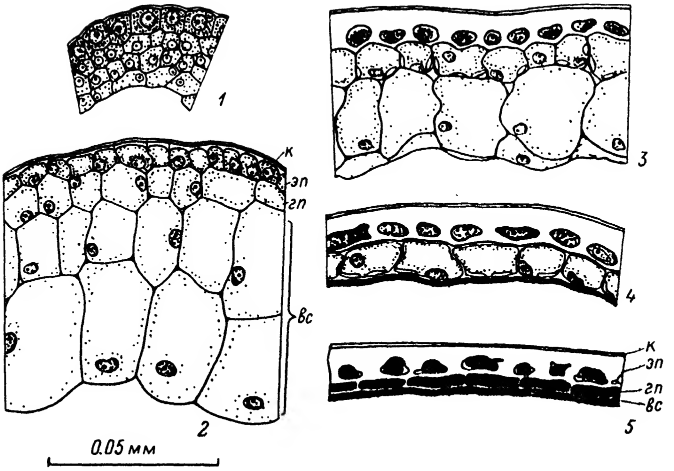


Рис. 5. Развитие перикарпия у *Parietaria serbica*.

1 — стенка завязи, *2*—*4* — перикарпий развивающегося плода, *5* — перикарпий зрелого плода; обозначения см. на рис. 4.

слоя (рис. 5, *5*), при этом концентрация флобафенов в их полости увеличивается, а границы между клетками становятся трудно различимыми.

Семенная кожура. В формировании семенной кожуры у представителей рода *Parietaria* принимают участие оба интегумента семязачатка. Сравнение этого процесса у *P. judaica* и *P. serbica* показало, что у обоих видов дифференциация семенной кожуры происходит сходно. На поперечном срезе семязачатка на стадии зрелого зародышевого мешка видны два нечетко отграниченных интегумента (рис. 6, *1*), внутренний интегумент двухслойный, наружный интегумент из 2, в халазальной части семязачатка — из 3 слоев клеток. Внутренний слой внутреннего интегумента, примыкающий к нуцеллусу и отделенный от него кутикулой, отличается густой цитоплазмой и крупными ядрами. У *P. serbica* по сравнению с *P. judaica* слои интегументов (кроме наружной эпидермы наружного интегумента) более уплощенные.

После оплодотворения средние слои интегументов уплощаются и сминаются (рис. 6, *2*), клетки наружной эпидермы наружного интегумента слегка разрастаются, вакуолизируются, приобретают таблитчатую форму; внутренний слой внутреннего интегумента у обоих видов сильно уплощается и окрашивается накопившимися в полости клеток таннинами (флобафенами); в нуцеллусе густой цитоплазмой выделяются клетки наружного, пограничного с семенной кожурой, слоя.

На стадии позднего глобулярного зародыша и появления в эндосперме клеточных перегородок в семенной кожуре обоих видов четко видны только 2 слоя (рис. 6, *3*) — окрашенный, кажущийся гомогенным, с трудно различимыми клеточными стенками внутренний слой внутреннего интегумента и наружный слой наружного интегумента, в клетках которого можно различить включения в виде овальных бляшек (хлоропласты). Дальнейшее развитие семени сопровождается небольшим разрастанием и вытягиванием вдоль семени клеток наружной эпидермы наружного интегумента, прогибанием их наружной стенки и укрупнением, по-видимому за счет накопления крахмала, хлоропластов. Клетки нуцеллуса в процессе развития семени увеличиваются в объеме и вакуолизируются (рис. 6, *4*); постепенно, начиная с внутренних слоев, они уплощаются и на последних стадиях развития семени вытесняются эндоспермом. В зрелом семени на большей его части (кроме халазального и микропилярного концов) остаток нуцеллуса представлен тонкой, едва различимой прозрачной пленкой, покрывающей эндосперм.

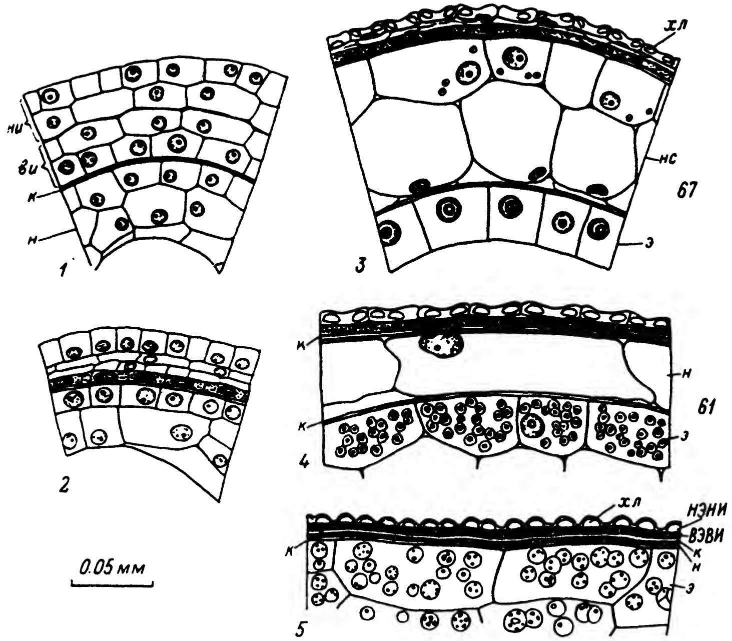


Рис. 6. Развитие семенной кожуры у *Parietaria serbica* (*2*, *3*, *4*) и *P. judaica* (*1*, *5*).

1 — фрагмент поперечного среза зрелого семязачатка у *P. judaica*, *2—4* — семенная кожура, нуцеллус и эндосперм развивающегося семени у *P. serbica* (*2* — стадия первых делений в зародыше, *3* — стадия позднего глобулярного зародыша, *4* — зародыш достигает около $^3/_4$ своей величины), *5* — зрелая семенная кожура (*P. judaica*); *ви* — внутренний интегумент, *ВЭВИ* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента (эндотегмен), *н* — нуцеллус, *ни* — наружный интегумент, *НЭНИ* — наружная эпидерма наружного интегумента (экзотеста), *хл* — хлоропласты; остальные обозначения см. на рис. 2, 4.

Семенная кожура зрелого семени (рис. 6, *5*) тонкая, пленчатая, 2.5—3.8 мкм толщиной, двухслойная, состоит из наружной эпидермы наружного интегумента (экзотесты) и внутренней эпидермы внутреннего интегумента (эндотегмена). Экзотеста, различимая на срезах только по обтянутым пленчатой клеточной оболочкой хлоропластам, хорошо видна с поверхности семени (рис. 7, *1*, *2*). Клетки эндотегмена (рис. 7, *3*) полигональные, уплощенные, отделены от нуцеллуса кутикулой. По форме клеток экзотесты у представителей рода *Parietaria* можно различить 2 типа семенной кожуры: 1) с клетками полигональными, удлиненными вдоль семени, с многочисленными хлоропластами вдоль радиальных стенок (рис. 7, *1*) — у всех изученных видов (кроме *P. alsinifolia*), при этом видоспецифические черты строения семенной кожуры у этих видов не обнаружены; 2) с клетками более крупными и широкими, неправильной формы, с изогнутыми радиальными стенками, с хлоропластами, находящимися в центре полости клеток (рис. 7, *2*) — у *P. alsinifolia*.

Значение для систематики. Подводя итоги карпологического исследования рода *Parietaria* и учитывая опубликованные ранее результаты (Кравцова, 1990, 1991), нужно признать, что вторичный покров плода гораздо более разнообразен, чем структура плода и семени. В связи с этим наибольшее значение для систематики рода имеют признаки строения вторичных покровов плода, они позволяют диагностировать большинство изученных видов. Признаки морфолого-анатомического строения плода и семени являются дополнительными, в некоторых случаях они дают возможность различать близкие виды, сходные по вторичному покрову плодов.

Настоящая работа показывает, что полученные в отношении плода и семени видов *Parietaria* данные, как и структура вторичных покровов плода, подтвер-

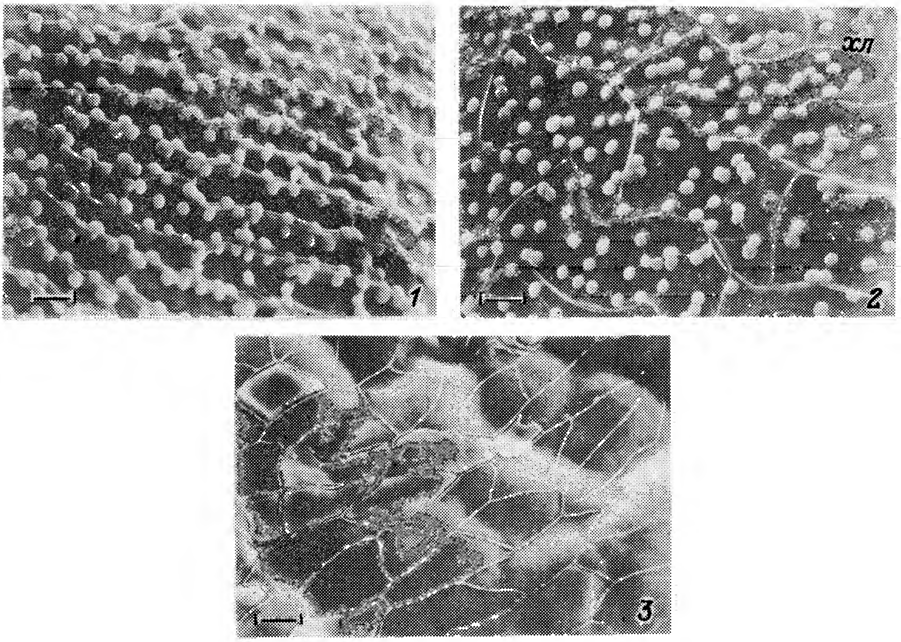


Рис. 7. Семенная кожура представителей рода *Parietaria.* Экзотеста (*1, 2*) и эндотегмен (*3*), СЭМ. *1 — P. serbica, 2 — P. alsinifolia, 3 — P. diffusa.* Масштабная линейка: *1—3* — 10 мкм.

ждают систему рода Ярмоленко (1941), за исключением возведения подрода *Freirea* в ранг рода: эти таксоны очень сходны по всем изученным признакам плода и семени. Особенно близка к типовому подроду (а именно к подсекции *Manocyma*) секция *Pseudofreirea* подрода *Freirea.*

Выделенные Ярмоленко секции подрода *Parietaria — Parietaria* и *Parietariella* различаются по форме зародыша и анатомическому строению перикарпия. Кроме того, особенности строения плода и перикарпия подтверждают принадлежность вида *P. officinalis* отдельной подсекции. В подроде *Freirea* также обнаружены секционные различия: изученные представители секции *Pseudofreirea* отличаются от других видов структурой эпидермы перикарпия — более крупными клетками с иной формой полости; секция *Rumicella (P. alsinifolia)* выделяется (не только в пределах подрода, но и всего рода) особенностями строения семенной кожуры, иной формой клеток экзотесты.

Полученные результаты не подтверждают мнение ряда авторов (Ball, 1964; Mennema, Segal, 1967; Townsend, 1968; Chrtek, 1974, и др.) об идентичности видов *P. diffusa* Mert. et Koch и *P. judaica* Strand. Поскольку для *P. diffusa* характерно наличие пестичных цветков в соцветии, а для *P. judaica* — их отсутствие, эти виды принадлежат, согласно Ярмоленко (1941), разным секциям. По нашим данным, они различаются формой зародыша и анатомией перикарпия. Кроме того, исчезновение у *P. judaica* пестичного цветка привело к потере одного из типов плода (2-го типа), что обусловило другую по сравнению с *P. diffusa* репродуктивную стратегию вида (Кравцова, 1990, 1991).

Особые трудности связаны с различением близких видов в группе *P. diffusa, P. littoralis, P. caespitosa* и в группе *P. judaica, P. nitens, P. kemulariae, P. ruschanica.* Советские ботаники, исследовавшие род *Parietaria* (Ярмоленко, 1936; Шхиян, 1939, 1942, и др.), считают, что виды *P. diffusa* Mert. et Koch и *P. judaica* Strand. являются сборными и представлены на Кавказе несколькими близкими формами. Некоторые из них, сходные с *P. judaica (P. elliptica* C. Koch, *P. cryptorum* C. Koch, *P. nitens* C. Koch), были описаны ранее K. Koch (1849).

P. littoralis описан А. С. Шхиян в 1939 г. как вид, относящийся к циклу форм сборного европейского вида *P. diffusa* и отличающийся от *P. diffusa* меньшей высотой, более округлой формой листьев и прицветников, большей длиной сохраняющегося при плодах околоцветника и иным цветом плодов. Кроме того, Шхиян (1939) в отличие от Ярмоленко (1936, 1941) предполагает, что *P. littoralis* географически замещает *P. diffusa* в восточной части Средиземья, в Малой Азии и на Кавказе. Настоящее исследование, в котором были изучены определенные Ярмоленко экземпляры *P. diffusa* как из Крыма, так и Кавказа, показывает, что по плодам данные виды не различаются, а форма и консистенция прицветных листьев у *P. diffusa* (Кравцова, 1990) значительно варьируют. Это, на наш взгляд, вызывает сомнения в существовании вида *P. littoralis* и требует дополнительных исследований.

Согласно Ярмоленко (1936), видоспецифическими чертами, отличающими *P. caespitosa* от *P. diffusa*, являются мелкое седоватое прижатое опушение, более приземисто-дернистый габитус, более мелкие ланцетные листья. По морфолого-анатомическому строению плодов эти виды также не различаются, хотя *P. caespitosa* и выделяется по особенностям структуры вторичного покрова плода 2-го типа (Кравцова, 1990, 1991). Однако трудно сказать, являются ли эти особенности характерными для вида, поскольку был изучен лишь единственный хранящийся в Гербарии БИН экземпляр *P. caespitosa*.

Виды *P. nitens* C. Koch, *P. kemulariae* Schchian и *P. ruschanica* Jarm. относятся к циклу форм очень полиморфного восточно-средиземноморского вида *P. judaica* и весьма незначительно отличаются от него по морфологическим признакам: *P. nitens* — главным образом блестящей поверхностью листьев (Koch, 1849), *P. kemulariae* — слабо облиственным стеблем, более крупными листьями иной формы, малоцветковым соцветием (Шхиян, 1942), *P. ruschanica* — более плотными яйцевидно-листовыми прицветниками и скудным опушением (Иконников, 1979). У этих видов (за исключением *P. kemulariae*) нет четких различий по особенностям вторичного покрова плодов (Кравцова, 1990). Настоящее исследование морфологии орешковидных плодов обнаружило отсутствие заметных различий у плодов *P. judaica* и *P. ruschanica* и видоспецифические черты в их строении у *P. nitens* и *P. kemulariae*. Это подтверждает видовую самостоятельность двух последних таксонов и, возможно, позволит диагностировать их по плодам.

Проведенное исследование показало, что в эволюции плодов представителей рода *Parietaria* наибольшим изменениям подвергались наружные, вторичные покровы плода и гораздо в меньшей степени менялись сами орешковидные плоды. Вместе с тем полученные результаты подтверждают обоснованные ранее направления эволюции в пределах подрода *Parietaria*. Как уже говорилось в предыдущей статье (Кравцова, 1990), в ряду видов этого подрода, начиная с *P. officinalis* — представителя наиболее древней подсекции *Manocyma* и кончая более молодыми видами *P. cretica* и *P. judaica*, наблюдается постепенное уменьшение размеров плода и зародыша, редукция ножки плода, уменьшение числа слоев перикарпия и утоньшение его наружного слоя.

За предоставленный материал и помощь в работе искренне благодарю А. П. Меликяна, И. А. Грудзинскую, Т. Н. Попову, а также инженеров кабинета сканирующей электронной микроскопии Н. В. Ченцову и Л. А. Карцеву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевская В. К., Оганесян М. Э. Сравнительная анатомия представителей рода *Parietaria (Urticaceae)* флоры Армении // Биол. журн. Армении. 1977. Т. 30, № 9. С. 26—32. — *Василевская В. К., Оганесян М. Э.* Анатомия листа и некоторые вопросы экологии представителей рода *Parietaria (Urticaceae)* флоры Армении // Вестн. ЛГУ. Биология. 1978. № 3, вып. 1. С. 51—55. — *Иконников С. С.* Определитель высших растений Бадахшана. Л.: Наука, 1979. 400 с. — *Кравцова Т. И.* Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria (Urticaceae).* Вторичные покровы и эволюционные тенденции в развитии плода // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 11. С. 1497—1508. — *Кравцова Т. И.* Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria (Urticaceae).* Анатомическое строение и особенности поверхности вторичных покровов плода // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 4. С. 22—36. — *Левина Р. Е.* Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 130 с. — *Шхиян А. С.* Материалы к изучению кавказских представителей рода *Parietaria* // Заметки по сист. и геогр. растений. АН СССР. Груз. филиал. 1939. Вып. 5. С. 13—19. — *Шхиян А. С.* Новые данные к познанию кавказских постенниц // Сообщ. АН ГрузССР. 1942. Т. 3, № 10. С. 1057—1063. — *Ярмоленко А. В. Urticaceae* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 5. С. 398—403. — *Ярмоленко А. В.* Опыт построения системы рода *Parietaria* и родственных ему форм (материалы к монографии) // Тр. БИН. Сер. 1. Флора и сист. высш. раст. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 5. С. 319—330. — *Ball P. W. Parietaria* L. // T. G. Tutin, V. N. Heywood et al. (Eds). Flora Europaea. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1964. Vol. 1. P. 68—69. — *Chrtek J.* Taxonomic observations on some species of genus *Parietaria* // Folia Geobot. et Phytotaxon. Praha, 1973. Vol. 8, N 4. P. 425—427. — *Chrtek J. Urticaceae* // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz—Austria: Akad. Druck.—u. Verlagsanstalt, 1974. N 105. 16 S. — *Jussieu A.* Cours élémentaire d'histoire naturelle. Botanique. 6 ed., Paris: Corbeil, 1855. 561 p. — *Koch K.* Beiträge zu einer Flora des Orientes // Linnaea. Journ. Botan. Halle. 1849. Bd 22. S. 597—752. — *Mennema J., Segal S.* Het geslacht *Parietaria* L. in Nederland, 1 // Gorteria. 1967. Deel 3, N 7. S. 96—102. — *Miller N. G.* The genera of the *Urticaceae* in the southeastern United States // Journ. Arnold Arbor. 1971. Vol. 52, N 1. P. 40—68. — *Townsend C. C. Parietaria officinalis* and *P. judaica* // Watsonia. 1968. Vol. 6, N 6. P. 365—370. — *Weddell H. A.* Monographie de la famille des Urticées. Paris. 1856—1857. 592 p. (Reprinted from Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, 1856—1857, t. 9).

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 6 VIII 1990

SUMMARY

The results of the comparative morphological and anatomical investigation of fruit and seed in 15 species of the genus *Parietaria* are presented. In *P. judaica* and *P. serbica* the formation of pericarp and seed coat has been studied. It is found out that morphology and anatomy of fruit and seed in *Parietaria* species are quite uniform, pericarp and seed coat being with simplified structure. The pericarp is not lignified and consists of outer epidermis with thickened cell walls, compressed hypodermal layer and remains of inner layers. The seed coat is membranous and it is formed by two thin layers, the exotesta and endotegmen. In the cells of exotesta the chloroplasts have been found. The data obtained are in accordance with the system of the genus proposed by A. V. Jarmolenko (1941), exept for the generic rank of subgenera. The results indicate the specific rank of *P. diffusa, P. nitens, P. kemulariae.* Allied species *P. diffusa, P. caespitosa, P. littoralis* are not different from each other in their fruit and seed structure.

УДК 581.5:551.312.2(571.1)
© 1991 г.

Е. С. Малясова, С. М. Новиков, Л. И. Усова

ДИНАМИКА ТОРФОНАКОПЛЕНИЯ И ПРОЦЕСС ОБРАЗОВАНИЯ БУГРИСТЫХ БОЛОТ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

E. S. MALYASOVA, S. M. NOVIKOV, L. I. USOVA. DYNAMICS OF PEAT ACCUMULATION AND THE FORMATION OF PALSA MIRES IN THE WESTERN SIBERIA

На основании палинологических данных, дополненных определениями возраста методом радиоуглеродного анализа, реконструируются условия накопления торфяной залежи бугристых болот севера Западной Сибири. Разработана обобщенная схема палинозон, прослежена динамика зональной растительности от пребореального до субатлантического периодов. Определено время формирования мезорельефа бугристых болот. Процесс этот не был одновременным: в суббореальный период в условиях сильного увлажнения сформировались крупнобугристые и пологовыпуклобугристые микроландшафты, а в субатлантический период — плоскобугристые.

Проблеме образования и динамики болот зоны многолетней мерзлоты посвящено достаточно много работ. Обзор большинства этих работ и в первую очередь анализ рассматриваемых в них гипотез образования бугристых болот выполнил Н. И. Пьявченко (1955). Результаты комплексных исследований Западно-Сибирской экспедиции Государственного гидрологического института (ГГИ), полученные за последние 10 лет, дали возможность выразить наше отношение к существующим гипотезам образования бугристых болот (Новиков и др., 1981; Новиков, Усова, 1983).

Стратиграфия и условия формирования бугристых болот Западной Сибири служили предметом внимания многих исследователей (Кац, Кац, 1946; Пьявченко, 1955, 1971; Левковская и др., 1970; Хотинский, 1977). В основу палеогеографических построений были положены палеоботанические данные (состав пыльцы и спор, ботанический состав торфа) и сведения об абсолютном возрасте торфа. Установлено, что заболачивание огромной территории началось 8—9 тыс. лет назад,[1] при этом преобладало низинное торфонакопление; имели место заболачивание суходолов и зарастание водоемов. Наибольшей интенсивности заболачивание достигало в среднем голоцене (8.0—4.0 тыс. л. н.), когда накапливались низинные торфа. Переход болот из низинной стадии в верховую датируется интервалом 4.0—2.5 тыс. л. н. Максимум верхового торфообразования и накопление торфа на севере происходили 2.5—1.0 тыс. л. н. (Серебрянный, 1984).

Новые данные по стратиграфии и палинологии торфяной залежи бугристых болот, а также ее абсолютному возрасту, полученные Западно-Сибирской экспедицией ГГИ, позволили выполнить реконструкцию условий образования и динамики бугристых болот Западной Сибири. Материалы этих исследований и послужили основой данной статьи.

---

[1] Далее — л. н.

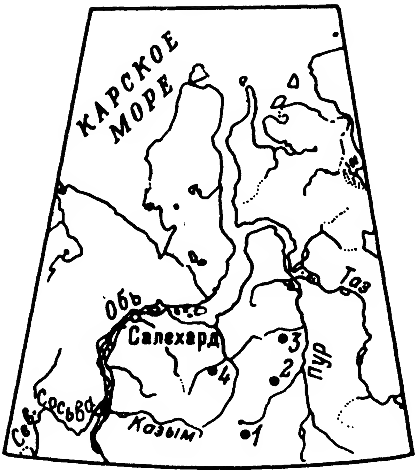


Рис. 1. Расположение стационаров Западно-Сибирской экспедиции ГГИ в бассейнах рек.

1 — р. Пяку-Пур, *2* — р. Пур-Пе, *3* — р. Тыдыотта, *4* — р. Лонг-Юган.

Исследования проводили на стационарах Западно-Сибирской экспедиции ГГИ в бассейнах рек Пяку-Пур (верховья), Пур-Пе, Лонг-Юган, Тыдыотта (рис. 1). На болотах проведено детальное изучение разрезов торфяной залежи в различных элементах мезорельефа наиболее распространенных болотных микроландшафтов. Бурение залежи и отбор образцов на ботанический анализ и степень разложения на мерзлых участках выполняли с помощью бура АМ-16, а на талых — бура Гиллера ТБГ-1. При отборе образцов торфа на спорово-пыльцевой анализ шурфы закладывали на всю глубину залежи. Пробы отбирали с интервалом в 10 см по всему разрезу. Из природного 1-сантиметрового слоя брали пробы на радиоуглеродный анализ (^{14}C).

Анализ ботанического состава и степени разложения образцов торфа выполнен А. П. Мининой. Спорово-пыльцевой анализ провела Е. С. Малясова. Определение абсолютного возраста образцов торфа сделано в Ленинградском государственном университете (ЛУ) и Уральском педагогическом институте (УрПИ). Получены 150 стратиграфических торфяных разрезов, 30 спорово-пыльцевых диаграмм и 37 радиоуглеродных дат. В качестве иллюстраций в статье приводятся лишь три наиболее полных диаграммы (рис. 2—4).

Бугристые болота в бассейнах указанных выше рек почти полностью занимают междуречные пространства, а также встречаются в долинах больших и малых рек. Они представлены в основном (на 40—60 %) болотными комплексными микроландшафтами плоскобугристой группы и в меньшей степени — пологовыпуклобугристой и крупнобугристой групп. Группы и типы болотных микроландшафтов бугристых болот в пределах исследуемого района по растительному покрову ничем существенно не различаются. Прослеживается только различие в составе растительности по элементам мезорельефа (бугор и мужбугорное понижение).

Бугры не облесены, лишь местами по склонам высоких бугров встречаются отдельные деревья сосны, кедра, березы. В целом бугры покрыты лишайниково-кустарничковой или лишайниково-сфагново-кустарничковой растительностью с господством видов: *Cladonia alpestris, C. rangeferina, Sphagnum fuscum, S. angustifolium, S. rubellum, S. magellanicum, Ledum palustre, Betula nana.*

Межбугорные понижения заняты мохово-травяной, травяной или мохово-травяно-кустарничковой растительностью с господством видов *Sphagnum lindbergii, S. majus, S. balticum, Carex limosa, C. rotundata, C. rostrata, Eriophorum russeolum, E. gracile.*

Средняя мощность торфяной залежи составляет 1.0 м, максимальная — 2.5 м, редко — 5.0 м. По ботаническому составу залежь смешанного типа: на 45 % составлена низинными торфами (в основном травяной, гипновый, древесно-травяной, осоковый), на 39 % — верховыми (фускум, комплексный, сфагново-мочажинный) и на 16 % — переходными (сфагновый, травяной, древесно-травяной, гипновый). Степень разложения изменяется от 10 до 40 %. Детальное описание строения бугристых болот опубликовано ранее (Усова, 1983; Новиков и др., 1984).

По изменениям состава флоры и количественных соотношений пыльцы и спор отдельных растений на диаграммах выделяются 7 пыльцевых зон, каждая из которых соответствует определенной фазе развития растительности (от древних к молодым).

Зона 1 (перигляциальный комплекс Dr_3) — выявляется только в минеральных осадках (суглинках), подстилающих торф. В спектрах доминирует пыльца *Betula nana* (до 85 %), *Artemisia* sp. и *Chenopodiaceae*, встречается пыльца разнотравья, а также *Ephedra* — характерного представителя перигляциальной флоры. Формирование осадков зон относится к позднеледниковью.

Зона 2 (PB) прослеживается в базальных слоях торфа, а также в подстилающих минеральных осадках (суглинок). Палинофлора этой зоны отличается богатством, особенно большим количеством видов и родов представлены травянистые растения: *Poaceae* (не менее 4 видов), виды *Carex, Polygonum bistorta, P. viviparum, Geranium sylvaticum, Rubus chamaemorus, Valeriana capitata*, представители семейств *Chenopodiaceae* и *Asteraceae*, виды *Artemisia*. Кроме пыльцы трав в значительных количествах в спектрах присутствует пыльца карликовой березы и споры сфагновых мхов. Пыльца древесных пород отмечена единичными зернами и является, по-видимому, дальнезаносной. Отметим, что все пыльцевые зерна несут признаки недоразвитости, размеры их меньше обычных, нечетко выражены скульптура и отдельные морфологические элементы. Все это свидетельствует о неблагоприятных для развития растений условиях.

Судя по составу комплекса, в структуре растительного покрова еще сохранялись черты предыдущего перигляциального этапа развития, но началось активное расселение гипоарктических и бореальных видов, уменьшилась доля видов *Artemisia* и *Chenopodiaceae*.

Время формирования осадков зоны 2 мы относим к пребореальному периоду. Подтверждением нашей оценки возраста является дата по ^{14}C 9320±120 л. н. (ЛУ-934), полученная в базальном слое торфяного бугра, расположенного в бассейне р. Тыдыотта, спектры которого аналогичны рассмотренным выше.

Данные других исследователей (Левковская и др., 1970; Хотинский, 1977) относятся к разрезам, расположенным или юго-западнее (р. Северная Сосьва), или восточнее (реки Енисей, Игарка) района наших работ. В составе спектров пребореала этих районов выше участие пыльцы ели (до 30 %), лиственницы (до 12 %) и кустарниковой березы (нижний максимум — 40 %). Изученные нами разрезы болот, расположенных в бассейнах рек Лонг-Юган и Тыдыотта, находятся вблизи северных пределов распространения бугристых болот, и спектры их обнаруживают больше сходных черт со спектрами полигональных болот района Нового Порта (повышенное содержание пыльцы карликовой березы, осок, спор хвощей и плаунов, обедненный состав пыльцы древесных пород и пр.).

Зона 3 (BO) выделяется по заметному увеличению количества пыльцы ели и сосны. Содержание пыльцы ели колеблется от 12—25 % (крупнобугристо-топяной микроландшафт, р. Пур-Пе) до 40 % (плоскобугристо-ложбинно-топяной микроландшафт, р. Лонг-Юган). Пыльца травянистых растений, как правило, встречается единично. Споровые представлены сфагновыми мхами.

Осадки зоны 3 мы датируем бореальным периодом, что подтверждается и определениями абсолютного возраста по ^{14}C 8500±50 л. н. (ЛУ-942, древесно-травяной сильно минерализованный торф) и 8140±120 л. н. (УрПИ, суглинок с растительными остатками).

Сходные по флористическому составу спектры, но с более высоким содержанием пыльцы ели (до 50 %), лиственницы (до 15 %) и пихты (до 4 %) установлены в районах рек Северная Сосьва, Игарка (Кац, Кац, 1946; Хотинский, 1977). Время первого, наиболее раннего, продвижения ели и пихты к северу всеми исследователями датируется бореальным периодом.

Зона 4 (AT_1) устанавливается по максимуму пыльцы березы древовидной и кустарниковой (до 70—90 %). Соотношение пыльцы березы древовидной и кустарниковой в разных типах болотного микроландшафта не остается постоянным.

Наибольшее количество пыльцы древовидной березы (30—40 %) отмечается в крупнобугристо-топяном и плоскобугристо-ложбинно-топяном микроландшафтах. В небольшом количестве в спектрах этой зоны присутствует пыльца ели (10—20%), сосны обыкновенной и сибирской (до 10—12 %). Среди пыльцы трав на общем фоне господства пыльцы осок и верескоцветных выделяется заметное участие пыльцы злаков, маревых и мезофильного разнотравья. В группе споровых доминируют сфагновые мхи, но иногда (бугор, крупнобугристо-топяной микроландшафт, р. Лонг-Юган) значительный процент составляют споры плаунов (35—70 %) и хвощей.

Формирование осадков зоны 4 мы относим к раннеатлантическому времени, что подтверждает дата по ^{14}C — 7333±100 л. н. (УрПИ, топь, плоскобугристо-ложбинно-топяной микроландшафт, р. Лонг-Юган). Близкие по составу спектры выявлены в одновозрастных слоях разрезов в низовьях Оби и в районе Игарки (Левковская и др., 1970; Хотинский, 1977).

Зона 5 (AT_2) характеризуется ведущим участием в спектрах пыльцы древесных пород: ели (20—34 %), сосны (40—50 %), березы (20—25 %). Появляется пыльца пихты и лиственницы. Пихта растет сейчас только южнее 62°30′ с. ш. В отдельных образцах обнаружена пыльца вяза *Ulmus* sp. и лещины *Corylus* sp. дальнезаносного происхождения. Появление этой пыльцы соответствует времени расширения ареала широколиственных лесов Средней Сибири в среднем голоцене.

Количество и состав пыльцы травянистых растений по разрезам не остается постоянным. В зависимости от локальных условий доминирует или пыльца осок, или злаков, или верескоцветных.

Характерной особенностью палинофлоры данной зоны является обогащение ее бореальными видами (ель, пихта, береза, верескоцветные, пыльца которых в спектрах представлена довольно обильно).

Данный этап развития торфяников мы датируем позднеатлантическим временем. Полученные в бассейнах рек Лонг-Юган и Пур-Пе даты 5039±110 л. н. (УрПИ) и 5280±240 л. н. (ЛУ-715) подтверждают наш вывод.

Рассматриваемый этап приходится на климатический оптимум голоцена. На всей территории Евразии широкое распространение получили темнохвойные леса; граница лесной зоны располагалась на 300—500 км севернее современной (Левковская и др., 1970; Пьявченко, 1971). Усилилось и влияние дальнего ветрового заноса пыльцы термофильных растений.

Н. А. Хотинский (1977) выделил для голоцена Северной Евразии три термических максимума: бореальный (8.3—8.9 тыс. л. н.), атлантический (5—6 тыс. л. н.) и суббореальный (3.4—4.2 тыс. л. н.), отметив, что бореальный максимум сильнее проявлялся в Сибири и на Дальнем Востоке. Однако, по мнению большинства исследователей голоцена, климатический оптимум в масштабе всего северного полушария является одновозрастным (Серебрянный, 1984). Полученный нами аналитический материал свидетельствует, что максимум тепла приходился на вторую половину атлантического периода. В спорово-пыльцевых спектрах осадков этого времени всех изученных разрезов участие пыльцы ели достигает 25—50 %, тогда как в раннеатлантических слоях доля пыльцы этой породы не превышает 10—15 %.

Зона 6 (SB) выделяется по высокому содержанию пыльцы березы (древовидная и кустарниковая формы, 50—60 %) и сосны (20—35 %). Кроме пыльцы *Pinus sylvestris*, встречается пыльца *P. sibirica* (5—10 %). Количество пыльцы ели, по сравнению со спектрами предыдущей зоны, резко сокращается (до 1—15 %). Встречаются единичные пыльцевые зерна лиственницы, ольхи и *Alnus fruticosa.* Пыльца травянистых растений в количестве, достаточном для подсчета процентов, присутствует в спектрах только отдельных образцов. Чаще преобладает пыльца представителей семейств *Ericaceae* (50—80 %), *Cyperaceae* (30—40 %) и *Rubus chamaemorus.*

Возраст осадков зоны 6 — суббореальный, что подтверждается ^{14}C датами — 2830±70 л. н. (ЛУ-716), 3900±70 л. н. (ЛУ-722), 4140±80 л. н. (ЛУ-719, р. Пур-Пе).

По данным Н. В. Кинд (1969), в суббореальный период (2.5—4.5 тыс. л. н.) произошло заметное похолодание климата, которое привело к сокращению участия ели и сосны в древостоях, усилению роли березы и лиственницы. Эта перестройка растительного покрова находит отражение и на диаграммах всех типов болот и служит надежным корреляционным уровнем.

Зона 7 (SA) характеризуется преобладанием пыльцы *Pinus sylvestris* и *P. sibirica*, *Cyperaceae* и *Ericaceae*. Увеличение количества пыльцы *Pinus sibirica* в верхней пыльцевой зоне голоцена севера Западной Сибири отмечали многие исследователи. Причину этого Н. Я. Кац и С. В. Кац (1946) видят в усилении заноса этой пыльцы в слабо облесенные северные районы из Средней Сибири, в растительности позднего голоцена которой сосна сибирская становится доминантом.

Обоснованность отнесения осадков зоны 7 к субатлантическому периоду подтверждается определением возраста по ^{14}C в 2290±150 л. н. (ЛУ-929, р. Тыдыотта).

Рассмотренная выше система пыльцевых зон отражает как общие закономерности эволюции растительности севера Западной Сибири, так и специфические особенности истории развития растительности бугристых болот на крайних пределах распространения их в северной тайге. Опираясь на эти данные, рассмотрим динамику торфонакопления в разных группах болотных микроландшафтов.

I. Крупнобугристые болотные микроландшафты (бассейн рек Лонг-Юган и Пур-Пе; изучено 4 разреза).

Спорово-пыльцевой анализ показал пребореальный (зона 2) возраст придонных слоев, представленных суглинками с включением большого количества органических остатков или сильно минерализованным торфом с остатками коры ивы, сосны, древовидной березы (рис. 2).

Наиболее полно историю развития растительности болот отражают диаграммы разрезов бугра и топи в бассейне р. Пур-Пе. Разрезы заложены на болоте, расположенном на пойменном участке, поэтому в составе спектров бугра и топи мы не находим существенных различий. Одинаковые условия обводнения обеспечили сходный состав растительности и одновременность торфонакопления. На диаграммах выделяются бореальный (зона 3) и позднеатлантический (зона 5) максимумы пыльцы ели (соответственно 12 и 25 %), раннеатлантический максимум пыльцы березы (зона 4, 55—80 %), суббореальный максимум пыльцы сосны и березы (зона 6). Палинологические материалы вполне согласуются с данными ботанического анализа торфа: в нем доминируют остатки осок, злаков и зеленых мхов (торфа низинные травяно-гипновые, осоковые, сфагновые). Однако находки спор зеленых мхов единичны, что может служить свидетельством преобладания вегетативного размножения мхов.

Залежь крупных бугров, расположенных на более дренированных участках (р. Лонг-Юган), сформировалась позднее: придонные слои (суглинки и торфа) датируются раннеатлантическим (зона 4) и даже позднеатлантическим (зона 5) временем, что подтверждено и определением возраста по ^{14}C — 6640 л. н. (ЛУ-732). Спорово-пыльцевые спектры отражают как зональные черты развития растительности, так и локальные. Локальность проявляется в повышенном содержании в течение одного периода торфонакопления пыльцы травянистых растений: осок, злаков, разнотравья (*Rubus chamaemorus*, *Thalictrum* sp., *Rumex* sp., *Epilobium arcticum* и др.) и представителей сем. *Ericaceae*. Обилие пыльцы последних, особенно в спектрах осадков зон 6 (SB) и 7 (SA) на буграх, можно расценить как признак расчлененности рельефа, в связи с чем вершины и склоны бугров, как и в современную эпоху, были заняты мохово-кустарничковыми ассоциациями с участием *Ledum palustre*, видов рода *Vaccinium*, а также *Betula nana*.

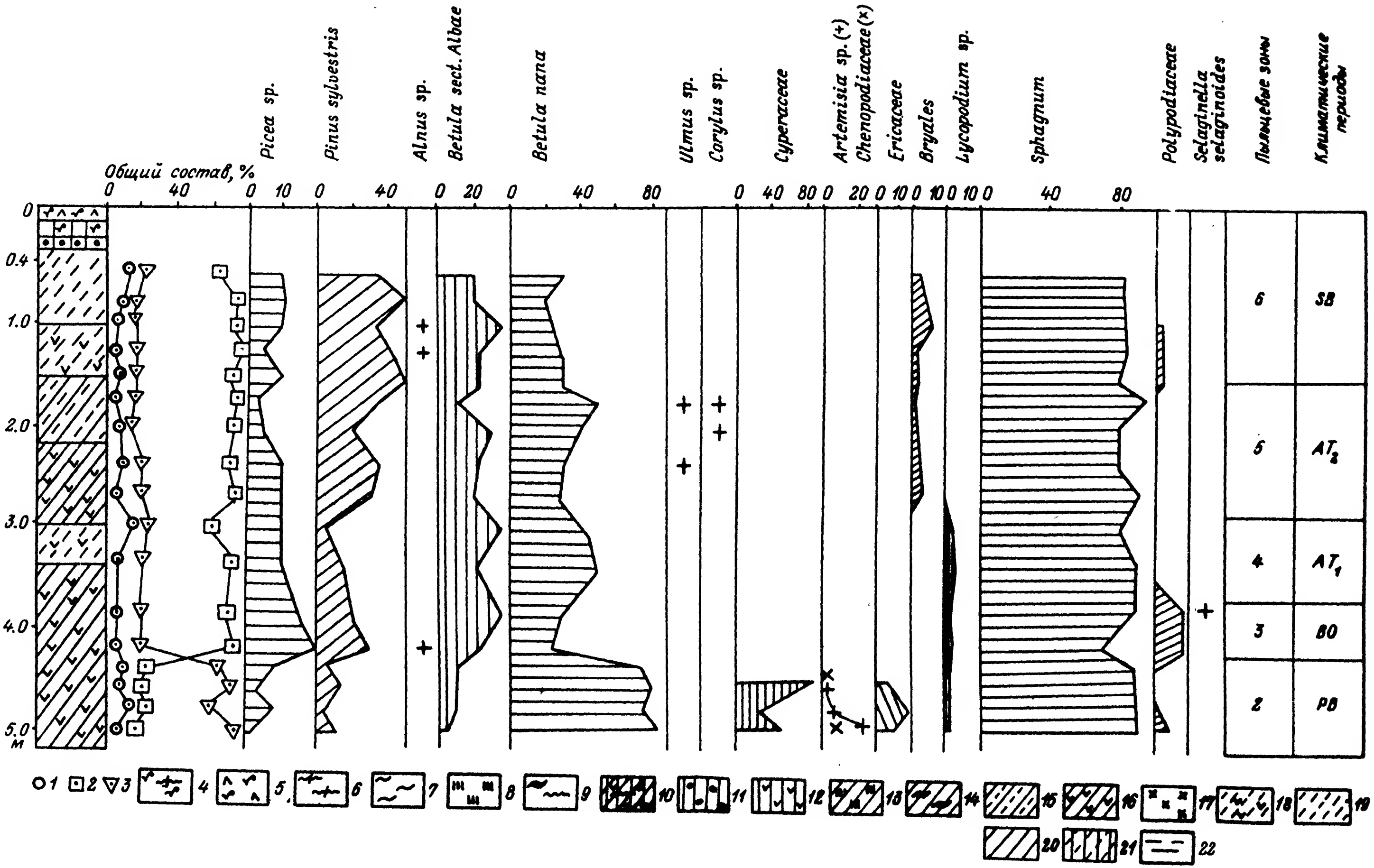


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма торфяного разреза крупнобугристого болотного микроландшафта в бассейне р. Пур-Пе (бугор).

1 — сумма пыльцы трав, *2* — сумма спор, *3* — сумма пыльцы древесных пород. Видовой состав торфа. *Верховые*: *4* — кустарничково-сфагновый, *5* — лишайниково-кустарничковый, *6* — фускум, *7* — сфагново-мочажинный, *8* — шейхцериевый. *Переходные*: *9* — сфагновый, *10* — древесно-травяной. *Низинные*: *11* — березовый, *12* — древесно-травяной, *13* — шейхцериевый, *14* — осоково-сфагновый, *15* — осоково-гипновый, *16* — травяной, *17* — хвощевый, *18* — гипново-травяной, *19* — гипновый, *20* — осоковый, *21* — древесно-гипновый, *22* — суглинок.

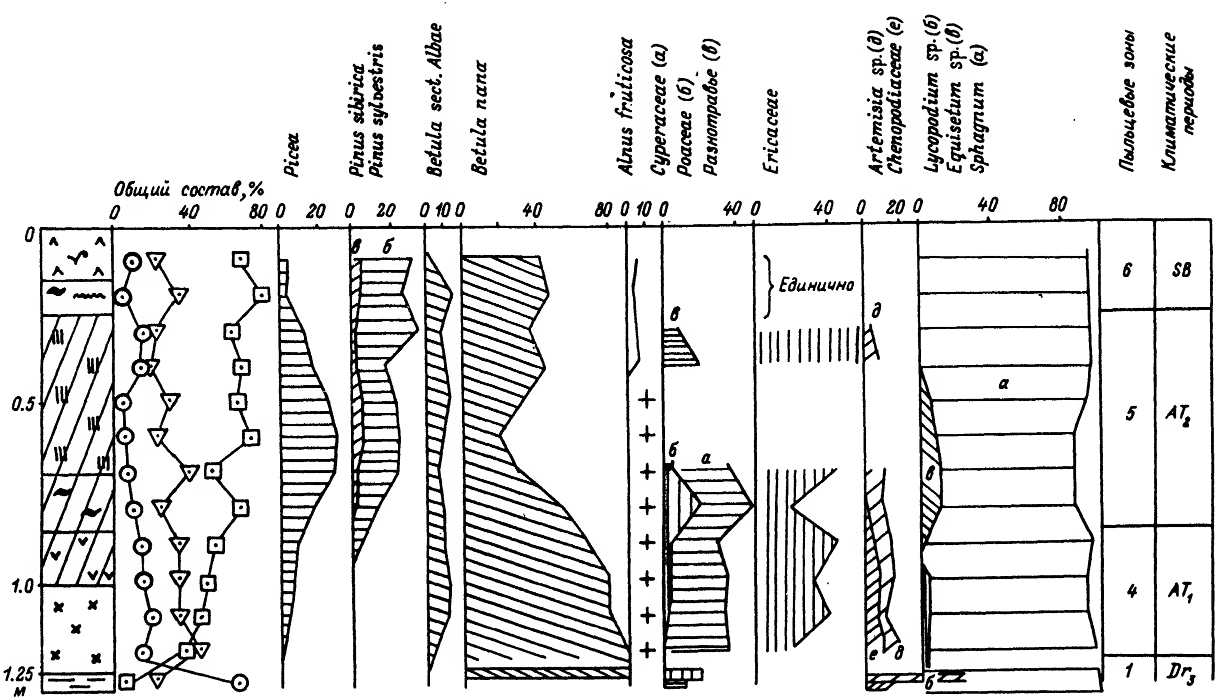


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма торфяного разреза пологовыпуклобугристого болотного микроландшафта в бассейне р. Лонг-Юган (бугор).

Обозначения см. на рис. 2.

II. Пологовыпуклобугристые болотные микроландшафты (бассейн р. Лонг-Юган; изучено 2 разреза).

Спорово-пыльцевой анализ выполнен в торфах из разрезов бугров (рис. 3) и топей. Подстилающие торфа минеральные осадки (суглинки) датируются позднеледниковьем (зона 1); в их спектрах отмечается пыльца *Betula nana*, видов сем. *Chenopodiaceae*, *Artemisia* sp., разнообразных кустарничков. Начало торфообразования под бугром относится к раннеатлантическому времени (зона 4, нижний максимум пыльцы березы древовидной и карликовой). Вышележащие слои торфа накапливались в течение позднеатлантического, суббореального и субатлантического времени (палинозоны 5, 6, 7). Обращает внимание значительное содержание в спектрах всех зон пыльцы трав (*Poaceae, Carex, Rubus chamaemorus, Ranunculaceae* и др.) и кустарничков.

Базальный слой торфа, вскрытый скважиной под топью, сформировался в позднеатлантическое время (зона 5). Палинологическая характеристика его соответствует типичной для данного возрастного интервала (максимум пыльцы ели — 21—25 %, значительное участие пыльцы сосны и карликовой березы). Большое сходство как зональных, так и локальных компонентов спектров из бугра и топи может служить доказательством накопления в позднеатлантическое время единого горизонта торфа; поверхность болота еще не была расчленена.

В составе палинофлоры зоны 6 (SB) на буграх и в топях заметны различия: наиболее велики контрасты в содержании пыльцы березы (древовидная и кустарниковая), сосны обыкновенной и сибирской, ели, а также пыльцы трав и кустарничков. Пыльца последних в спектрах торфа бугров достигает 42—87 %, тогда как в спектрах проб из топи она чаще встречается единично. Таким образом, палинологические материалы определенно свидетельствуют о формировании, начиная с суббореального времени (зона 6), элементов мезорельефа — бугров и топей. В сравнительно сухих условиях бугров накапливались верховые пушицевые и кустарничковые, а в сильно обводненных топях — сфагново-мочажинные торфа.

III. Плоскобугристые болотные микроландшафты (бассейн рек Тыдыотта, Пур-Пе и Лонг-Юган; 10 разрезов).

Наибольшее число изученных нами болот принадлежат данному типу микроландшафта. Зональные черты спектров, опираясь на которые мы провели корреляцию, выражены на всех диаграммах. Вместе с тем полной аналогии диаграмм нет; каждая из них отличается индивидуальными особенностями, отражающими своеобразие природной обстановки в конкретной точке.

Подстилающие торфа минеральные осадки (суглинок) содержат перигляциальный комплекс (зона 1). Базальные слои торфа датируются пребореальным периодом (зона 2). В спектрах этой зоны обращает внимание повышенное содержание спор плаунов и хвощей. Эти растения, по-видимому, играли большую роль в формировании растительности болот в начальную фазу их развития, когда еще не было сомкнутого растительного покрова.

Зона 3 (BO) на диаграммах всех разрезов характеризуется высоким процентом содержания пыльцы ели (до 50 %; рис. 4).

В спектрах зоны 4 (AT_1) разрезов в бассейне р. Лонг-Юган доминирует пыльца карликовой березы (68—78 %), пыльца древовидной березы составляет не более 10—13 %, тогда как в спектрах одновозрастных слоев разрезов залежи болот бассейна р. Тыдыотта доля пыльцы березы древовидной достигает 30 %. Существование менее благоприятных условий для развития лесной растительности в бассейне р. Лонг-Юган подтверждается и другими признаками, например присутствием недоразвитых пыльцевых зерен ели, сосны и карликовой березы.

В спектрах зоны 5 (AT_2) индивидуальные черты проявляются за счет разной степени участия пыльцы травянистых растений, особенно разнотравья.

Спектры зон 6 и 7 (SB, SA) преобладающей части разрезов нередко формируются только за счет пыльцы деревьев и карликовой березы, поэтому,

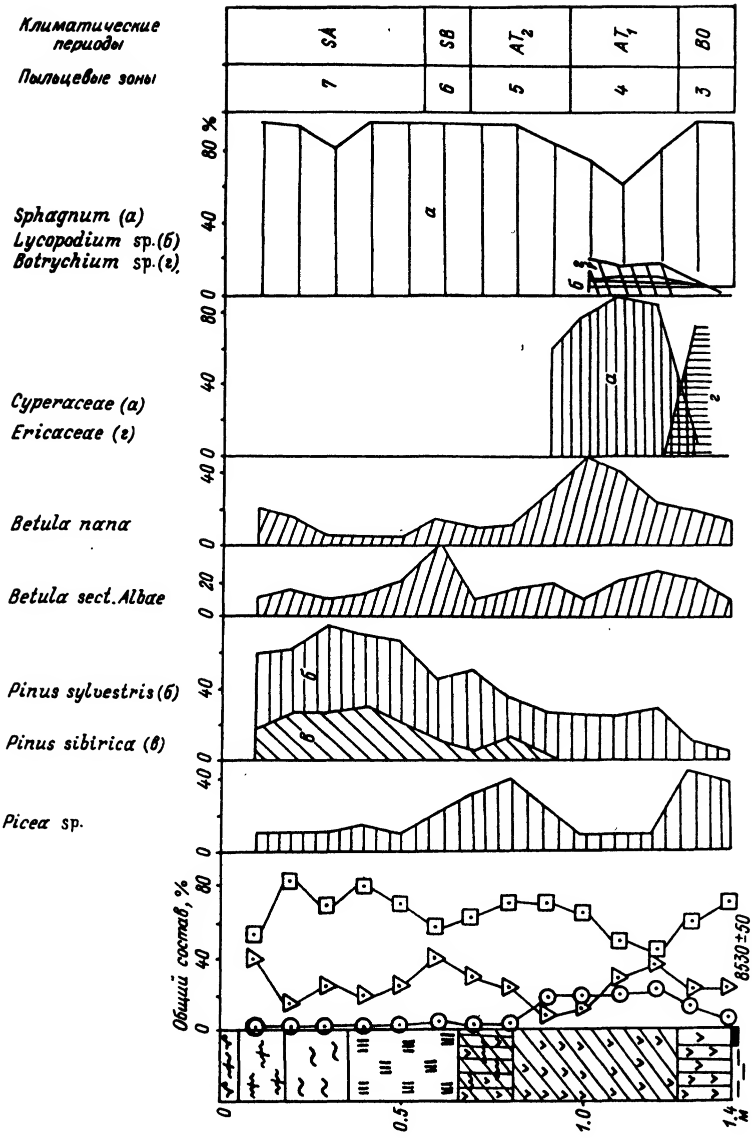


Рис. 4. Спорово-пыльцевая диаграмма торфяного разреза плоскобугристого болотного микроландшафта в бассейне р. Лонг-Юган (бугор).

Обозначения см. на рис. 2.

несмотря на некоторые колебания количественных соотношений пыльцы отдельных древесных пород, локальность они не отражают.

Из сопоставления аналитических данных по разрезам бугров и топей данного микроландшафта следует, что спорово-пыльцевые спектры характеризуются однородностью состава и сходством процентных соотношений отдельных компонентов в палинозонах 2—5. В верхних слоях торфа (палинозоны 6 и 7) разрезов в бассейне р. Лонг-Юган, кроме пыльцы древесных пород и спор, выявлено большое количество пыльцы трав и кустарничков, состав которых положен в основу решения вопроса о времени расчленения рельефа.

В спектрах зоны 6 (SB) разрезов бугров и топей преобладает пыльца осок (48—53 %) и верескоцветных (22—40 %), отмечена пыльца злаков, полыни и разнотравья (*Rosaceae, Caryophyllaceae, Onagraceae* и др.), т. е. различий в условиях торфонакопления еще не было. Пыльца верескоцветных, главным образом багульника, утрачивает свое значение в спектрах топи позднее — в субатлантическое время (зона 7); доминантом травяного яруса становятся осоки. Следовательно, расчленение рельефа в данном типе болотного микроландшафта произошло в субатлантическое время.

Заключение

Результаты наших исследований вполне вписываются в общую схему представлений о развитии болот севера Западной Сибири. Вместе с тем результаты спорово-пыльцевого анализа большого числа разрезов, датированных по ^{14}C, позволили выявить своеобразие отдельных этапов формирования бугристых болот и определить время расчленения их поверхности.

Начало процесса торфообразования в подзоне северной тайги относится к раннему голоцену (пребореальный и бореальный периоды, зоны 2, 3). Откладывался сильно минерализованный травяной и древесно-травяной торф. В глубоких впадинах еще сохранялись реликтовые озера, в которых шло накопление минеральных осадков. Климат бореального периода был менее континентальным и более теплым, чем современный, на что указывают заметное, а иногда и резкое увеличение количества пыльцы пихты, ели, лиственницы (нижний максимум ели на диаграммах), а также повышение гумификации торфа (Пьявченко, 1955). В базальных слоях сильно минерализованного торфа или в суглинках часто отмечается кора березы, сосны, ивы и других кустарников, а также пни лиственницы и ели (Кац, Кац, 1946). Все эти растения входили в состав доминантов лесов среднетаежного типа.

В раннеатлантическое время процесс заболачивания активизировался. Основная масса болот, расположенных в бассейнах рек Тыдыотта, Лонг-Юган образовалась именно в это время. Массовому заболачиванию способствовали многие природные факторы, в первую очередь возрастание увлажненности. В оценке температурного режима этого интервала единого мнения нет. Г. М. Левковская (1967) реконструирует климат как теплый и влажный, а Н. В. Кинд (1974) — как холодный (новосанчуговское похолодание, 7000—8300 л. н.). Наши данные согласуются с представлениями Н. В. Кинд и Н. И. Пьявченко (1971). В спектрах палинозоны 4 (AT_1) по сравнению со спектрами предшествующего, бореального периода — теплого по оценке большинства исследователей, появляется недоразвитая пыльца ели, сосны, что свидетельствует о неблагоприятных условиях для развития этих пород; увеличивается количество пыльцы карликовой березы, мезофильного разнотравья, появляются споры гроздовника *Botrychium boreale*, который образует самостоятельные группировки только в условиях прохладного климата. Господствующими лесами были березовые (в таежной зоне).

Наивысшей интенсивности процесс болотообразования достиг в позднеатлантическое время, чему способствовало улучшение климата, проявившееся прежде всего в повышении теплообеспеченности вегетационного периода. На это указывает заметное увеличение доли пыльцы древесных пород в общем составе спектров и большее их разнообразие: ель, лиственница, пихта, сосна обыкновенная и сибирская, береза древовидная, ольховник. Появляется дальнезаносная пыльца широколиственных пород (*Tilia* sp., *Ulmus* sp., *Corylus avellana*). В травяно-кустарничковом ярусе сложились благоприятные условия для развития верескоцветных.

Изменение климата в сторону похолодания на рубеже позднеатлантического и суббореального периодов (4600 л. н.) привело к снижению темпа торфонакопления. Этот переломный момент в развитии болот нашел отражение и на наших диаграммах. В спектрах суббореальных слоев резко увеличивается доля пыльцы карликовой березы, кустарничков и трав, что свидетельствует об уменьшении облесенности территории.

В субатлантическое время прирост торфа на всех типах болот был невелик (10—35 см). Во многих разрезах, особенно на буграх в бассейнах рек Пур-Пе и Тыдыотта, осадки этого возраста отсутствуют, что подтверждает мнение Пьявченко (1971) о разрушении мерзлых торфяников и высыхании поверхности бугров-останцов.

С похолоданием климата на рубеже позднеатлантического и суббореального периодов связано возникновение перелетков мерзлоты, а затем сплошных мерзлых слоев, что привело к расчленению ровной поверхности болот на бугры и понижения (топи). Процесс этот не был одновременным. Раньше всего — в суббореальное время — в условиях сильного переувлажнения (поймы и истоки рек, сильно увлажненные окрайки болотных массивов и вблизи крупных озер) сформировались крупнобугристый и пологовыпуклобугристый типы микроландшафта. Плоскобугристый тип образовался позднее — в субатлантический период.

Изменение режима увлажнения вызвало резкую дифференциацию условий торфонакопления на буграх и в топях во всех типах болотного микроландшафта. На буграх, по аналогии с современностью (Тыртиков, 1979), поселяются сосна, береза, кустарнички, разнотравье, сфагновые и зеленые мхи, а в понижениях основную массу накопившегося торфа составили сфагновые мхи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кац Н. Я.; Кац С. В. История растительности болот севера Сибири как показатель изменений послеледниковых ландшафтов // Тр. Ин-та географии. 1946. Вып. 37. С. 331—348. — *Кинд Н. В.* Поздне- и послеледниковье Сибири (новые материалы по абсолютной хронологии) // Голоцен. М.: Наука, 1969. С. 159—202. — *Кинд Н. В.* Геохронология позднего антропогена по изотопным данным. М.: Наука, 1974. 190 с. — *Левковская Г. М.* Закономерности распределения пыльцы и спор в современных и голоценовых отложениях севера Западной Сибири: Автореф. дис. ...канд. географ. наук. Л., 1967. 20 с. — *Левковская Г. М., Кинд Н. В., Завельский Ф. С., Форова В. С.* Абсолютный возраст торфяников района г. Игарка и расчленение голоцена Западной Сибири // Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода АН СССР. 1970. № 37. С. 94—101. — *Новиков С. М., Усова Л. И.* О природе и классификации бугристых болот // Тр. ГГИ. 1979. Вып. 261. С. 3—13. — *Новиков С. М., Усова Л. И., Арсланов Х. А.* и др. Генезис и возраст бугристых болот Западно-Сибирской равнины // Тез. докл. регионального совещ. «Изотопные и геохимические методы в биологии, геологии и археологии». Тарту, 1981. С. 87—91. — *Новиков С. М., Усова Л. И.* Генезис бугристых болот Западной Сибири // Тр. ГГИ. 1983. Вып. 303. С. 11—16. — *Новиков С. М., Романова Е. А., Усова Л. И.* Особенности строения торфяной залежи бугристых болот Западной Сибири // Материалы VII Всесоюз. совещ. по болотоведению. Калинин, 1984. С. 90—98. — *Пьявченко Н. И.* Бугристые торфяники. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 279 с. — *Пьявченко Н. И.* К изучению палеогеографии севера Западной Сибири в голоцене // Палинология голоцена. М.: Изд-во АН СССР, 1971. С. 139—159. — *Серебрянный Л. С.* Стратиграфия голоцена на территории СССР // Четвертичная система. М.: Недра, 1984. С. 499—517. — *Тыртиков А. Н.* Динамика растительного покрова и развитие мерзлотных форм рельефа. М.: Наука, 1979. 114 с. — *Усова Л. И.* Бугристые болота северной тайги Западно-Сибирской равнины // Тр. ГГИ. 1983. Вып. 303. С. 3—11. — *Хотинский Н. А.* Голоцен северной Евразии. Л.: Наука, 1977. 197 с.

Государственный гидрологический институт
Ленинград

Получено 18 IX 1989

SUMMARY

The data of spore and pollen analysis made it possible to reconstruct seven main stages in the formation of peatland for palsa and polygonal mires in the northern West Siberia. The water-logging process was initiated at the Early Holocene (Pb—B periods). The most favourable conditions for peat accumulation happened to occur twice, i. e. during the Boreal and Late Atlantic time. The rate of peat accumulation decreased at the boundary of the Late Atlantic and Sub-Boreal periods. The cooling of climate resulted in a separation of a flat smooth bog surface into hummocks and depressions, the polygons. This process had occurred earlier in large palsa mires and in sloping convex palsa mires on micro-landscapes (Sb period) and later in flat palsa mires (Sa period). Peat accumulation in polygonal bogs occurred from the Boreal time up to the second half of the Sub-Boreal time, depending on the geographic location.

УДК 581.552 : 551.311.235.2(571.651)
© 1991 г.

С. С. Холод

КЛАССИФИКАЦИЯ ФИТОКАТЕН ГОРНЫХ СКЛОНОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧУКОТКИ. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

S. S. HOLOD. CLASSIFICATION OF PHYTOCATENAS OF MOUNTAIN SLOPES OF THE CENTRAL CHUKOTKA. THE MORPHOLOGICAL ASPECT

Классификация фитокатен горных склонов Центральной Чукотки основывается на представлении о процессе освоения склона растительностью в условиях пенепленизации горной страны. Выделено 6 типов фитокатен, различающихся между собой соотношением континуального и дискретного растительного покрова (РП), степенью выраженности и протяженностью структурно-функциональных зон, наличием и типом комплексов РП, преобладанием тех или иных экологических факторов и типов местообитаний, характером комбинационной вариабельности ассоциаций, количеством экологических пауз, фитоценотическими спектрами каждой структурно-функциональной зоны.

Структура растительного покрова (РП) западной окраины Чукотского нагорья формируется под воздействием склоновых процессов: осыпей, солифлюкции, десерпции, делювиального смыва. Эти рельефообразующие процессы в условиях высокой степени дренированности территории определяют характер морфологического строения (рисунка) РП больших склонов с преимущественным развитием неясно-поясных структур. Растительность таких склонов от вершины до подножья (с превышением вершины над подножьем до 450 м) мы рассматриваем как фитокатены макроуровня, или макрофитокатены, в которых элементами-ступенями могут быть сообщества, разреженные группировки, комплексы РП (Холод, 1991).

Типология фитокатен в геоботанике разработана только применительно к объектам самого низшего иерархического уровня этих образований РП, называемых также микропоясными экологическими рядами (Гуричева, 1965, 1972; Холод, 1986) или фитокатенами микроуровня (Катенин, Резванова, 1991). В основе классификации микропоясных экологических рядов лежит представление о ведущем экологическом факторе, местах максимального и минимального проявления этого фактора, полных микропоясных экологических рядах (Гуричева, 1965, 1972), ядре-ассоциации (Алехин, 1923—1924; Холод, 1986). Применение этой разработанной методики к горно-склоновым фитокатенам изученного района невозможно в связи с тем, что в рамках фитокатен макроуровня действуют несколько экологических факторов (являющихся ведущими на больших отрезках фитокатены), пространства проявления которых перекрывают друг друга (Холод, 1991). Поэтому мы полагаем, что типология фитокатен макроуровня должна основываться не на понятии ведущего экологического фактора, а на других посылках, дающих представление о макрофитокатене как едином целом.

Нами в предыдущей работе (Холод, 1991) предложено понятие континуализации как исторического процесса освоения растительностью склона, идущего снизу вверх в направлении, противоположном стоку и перемещению вещества по склону. В географической литературе это последнее направление — синэргическая координата — рассматривается как направление, в котором преимущественно осуществляется процесс структурной организации ландшафта, приводящий к формированию ландшафтной катены (Коломыц, 1987). Ландшафтная катена, представленная на всем склоне от вершины до подножья, совпадает по своему объему с фитокатенами макроуровня, рассматриваемыми в данной статье. Синэргическая координата склона определяет направление стока, который является решающим фактором в распределении растительных сообществ и группировок по склону, в частности, в формировании поясного рисунка, образуемого последними. Вместе с тем причины, приводящие к формированию поясных структур РП, не являются специфическими только для растительного покрова. Наряду с последним поясный характер распределения имеют на склонах почвы, генетические типы поверхностных отложений и другие компоненты физико-географической среды. РП выступает в этом случае как компонент ландшафта или блок геосистемы, в которых решающим фактором структурной упорядоченности компонентов является геолого-геоморфологический.

В то же время мы полагаем, что фитокатену макроуровня можно рассматривать как единое целое и с точки зрения биотических факторов ее формирования. Один из таких факторов — это процесс освоения склона разностями РП, формирующимися в настоящее время в нижних частях фитокатены. В силу того что процесс пенепленизации горной страны приводит к формированию склонов, заканчивающихся длинными и пологими шлейфами с плавными градиентами среды, эти последние способствуют формированию на шлейфах разностей РП, имеющих между собой нерезкие границы (континуум). Такой континуальный РП с течением времени будет занимать все бóльшие площади шлейфа по мере того, как будет разрушаться и выполаживаться сам склон. Если процесс пенепленизации в современном рельефе крайне замедлен, то можно говорить о потенциальной возможности распространения континуального РП на вышележащие уровни. Направлена такая динамическая составляющая фитокатены снизу вверх по склону — в противоположность синэргической координате.

Предложенная посылка (процесс континуализации) позволяет наметить основные пути к выявлению территориальных единиц РП в довольно большом регионе — окраинной части Чукотского нагорья. Однако проявление процесса континуализации по-разному преломляется в зависимости от конкретной морфологической структуры каждого склона, в результате чего конкретные фитокатены различаются типологическим спектром растительности. Основой таких различий являются абиотические параметры того или иного горного склона: экспозиция в отношении к солнечному теплу, абсолютные отметки верхней и нижней позиций склона, крутизна склона.

Вектор континуализации, направленный снизу вверх по склону, является для нас основным направлением рассмотрения закономерностей фитокатены. Но фитокатена макроуровня (так же как и фитокатены других уровней) — явление не только линейное, но и площаднóе. Это означает, что при пересечении фитокатены в направлении, перпендикулярном вектору континуализации, могут вскрываться и другие закономерности РП, в частности многократное чередование сходных разностей РП. На каждом отрезке фитокатены можно указать направление, в котором выявляется однородность РП (ось однородности: Катенин, 1988), и направление, в котором выявляется его неоднородность (ось однотипности: Катенин, 1988). На разных отрезках фитокатены вектор континуализации может совпадать или с осью однородности, или с осью однотипности. Однородность РП хорошо проявляется при движении вдоль полосы перехода в рельефе от крутого склона к пологому шлейфу — юмма. Но в целом определяющим для изучения особенностей фитокатен для нас является направление, в котором осуществляется процесс континуализации — снизу вверх по склону.

В разных частях фитокатены процесс континуализации проявляется по-разному, что позволяет выделить в пределах каждой фитокатены зоны различного характера проявления этого процесса, которые мы называем структурно-функциональными. Эти зоны характеризуются определенной морфологией РП, которая в дальнейшем и рассматривается. Нами выделяются 4 основные зоны. 1. Стартовая зона. Соответствует подгорным шлейфам (аккумулятивные позиции). Характеризуется плавными границами между разностями РП вдоль вектора континуализации (континуум). 2. Зона раздела (ЗР) первого порядка. Соответствует резкому перегибу (юмму) в рельефе между подгорным шлейфом и склоном. Характеризуется переходом от континуального РП стартовой зоны (прослеживаемого вдоль вектора континуализации) к прерывисто-континуальному и прерывистому (дискретному) покрову вышерасположенного склона. 3. Зона активного освоения склона (активно идущего процесса континуализации покрова). Соответствует основной части склона — от подножья (юмма) до начала покатой вершины (транзитным позициям). Характеризуется сочетанием небольших по протяженности участков континуума, имеющих между собой резкие границы, или отдельных сообществ и группировок, имеющих между собой также резкие границы. 4. Зона затухания процесса континуализации. Соответствует покатым вершинам (элювиальные позиции). Представляет резерв будущего (или потенциально возможного) процесса континуализации.

Каждая структурно-функциональная зона, кроме ЗР 1-го порядка, состоит из нескольких элементов-ступеней. [1] Последние могут быть представлены сообществами, разреженными группировками или комплексами РП. ЗР 1-го порядка представлена обычно одной ступенью. Зона активного освоения склона содержит несколько зон 2-го порядка разных типов, аналогичных зонам 1-го порядка, что обусловлено наличием террас-ступеней на склоне. В пределах каждой такой террасы и участка, лежащего выше террасы, вычленяется своя стартовая зона 2-го порядка (площадка террасы), ЗР 2-го порядка (тыловой шов террасы) и локальная зона активного освоения склона (участок склона между тыловым швом нижерасположенной террасы и бровкой вышерасположенной террасы).

Такое разделение фитокатены по функциональному признаку позволяет в дальнейшем при их классификации использовать принцип замещения ассоциаций [2] в элементах-ступенях. Замещающими мы называем такие синтаксоны, которые занимают сходные топографические позиции в пределах сходных структурно-функциональных зон разных фитокатен, являются соседними синтаксонами в абстрактном экологическом ряду и не выходят в этом последнем за рамки одного класса ассоциаций (объем класса ассоциаций по: Александрова, 1979).

Абиотические параметры конкретного склона «задают» целый спектр параметров фитокатен: количество ступеней в фитокатене, фитоценотический состав, характер границ между ступенями. Вместе с тем в РП склонов проявляются и некоторые черты саморегуляции: состав растительности гипсометрически наиболее низких частей стартовой зоны корректирует конкретный фитоценотический спектр большей части (прилегающей к стартовой зоне) фитокатены. Это влияние проявляется тем сильнее, чем в большей степени профиль склона приближается к профилю равновесия. В идеальном случае равновесного склона (т. е. склона без юммов) топографическая последовательность ступеней в фитокатене совпадает с абстрактным экологическим рядом, а стартовая зона является точкой отсчета, позволяющей проследить постепенность перехода от зональных квазиплакорных (шлейфов) мезофитных тундр к сухим щебнистым тундрам плоских вершин.

---

[1] Понятие ступени заимствовано нами из работы Н. П. Гуричевой (1965), в которой оно является элементом экологического ряда.

[2] Понятие замещающих ассоциаций применительно к поясным экологическим рядам впервые применено В. В. Алехиным (1923—1924).

Различия в фитоценотическом составе стартовых зон разных фитокатен определяются рядом причин, среди которых абсолютная высота над уровнем моря и литология субстрата. Наиболее существенным фактором, определяющим типологию растительности стартовой зоны фитокатены, является полнота геоморфологических позиций склона (завершенность стоково-геохимической серии или катены). При развитом склоне, характеризующемся профилем равновесия, его (склона) нижние позиции соответствуют области активного осаждения и накопления снесенного со склона твердого материала. Однако в ряде случаев гористый рельеф рассматриваемой территории с высокой энергией стоковых процессов и высокой степенью эрозионного расчленения препятствует развитию полных, завершённых катен. Особенно это характерно для конечных зон подгорных шлейфов, обрывающихся в долины рек, ручьев и проток. В долинах последних формируется своя катенарная последовательность, типология растительности которой определяется характером материала, сносимого из верховьев ручьев и генетически не связанного с конечными зонами шлейфов, под которыми протекают эти водотоки. Такой случай мы называем интеррупцией катены (от лат. interruptus — прерванный). Явления интеррупции, прослеживаемые на различных высотных уровнях разных склонов, и создают предпосылки типологических различий стартовых зон фитокатен.

Стартовая зона задает диапазон фитоценотических изменений, который прослеживается до первого крупного перелома в продольном профиле склона — юмма. В связи с этим существенное значение для типологии фитокатен макроуровня получает понятие зон раздела 1-го и 2-го порядков. Эти зоны связаны с нишами-уступами, формирующимися в данном районе в результате нивационных процессов. Характер проявления процесса континуализации определяется количеством таких ниш-уступов. Каждая ниша обрывает континуальный ряд РП, при этом выше каждой ниши формируется свой континуальный ряд. Поскольку количество нивационных ниш определяется экспозицией склона, то в зависимости от последней формируются фитокатены с различным количеством фрагментов континуального РП. Чем в большей степени профиль склона приближается к профилю равновесия, тем меньше в фитокатене обособленных друг от друга фрагментов континуального РП и тем в большей степени продвинут процесс континуализации. В случае выработки склоном профиля равновесия топографическая последовательность разностей РП будет приближаться к топографическому континууму, прослеживаемому вдоль вектора континуализации. Степень приближения топопоследовательности к континууму определяется нами как наибольшее число разностей РП, подчиняющихся градиенту одного какого-либо экологического фактора.

Границы между различными структурно-функциональными зонами одной фитокатены во многом определяются экологическими паузами фитокатены (Холод, 1991). Экологическая пауза проявляется в РП как типологическое сходство (на уровне субассоциаций или вариантов — см. ниже) элементов-ступеней, приуроченных к различным гипсометрическим уровням. Сходные экологические условия на различных гипсометрических уровнях возможны только при наличии местообитаний, делающих профиль горного склона резко неравновесным. Такими местообитаниями являются нивационные ниши, краевые, сильно обдуваемые части нагорных террас, крутые участки склонов со средне- и мелкоглыбистыми развалами. Количество экологических пауз в фитокатенах макроуровня склонов северной экспозиции района может достигать 7. Экологические паузы наиболее характерны для зоны активного освоения склона; зону раздела 1-го порядка в целом можно рассматривать как экологическую паузу. На склонах с резко неравновесным характером продольного профиля паузы могут формироваться и в стартовой зоне. В последнем случае вся фитокатена состоит из выделов РП с резкими границами между соседними элементами-ступенями. В целом намечается следующая зависимость: чем больше в фитокатене экологических пауз, тем выше степень дискретности РП.

Континуальность РП, прослеживаемая вдоль вектора континуализации, в стартовой зоне фитокатены возрастает в случае расчленения последней на продольные полосы. В этом случае формируется два элемента комплекса РП полосчатого типа (анизоморфные тесселляты: Катенин, 1988), приуроченные к элементам рельефа и соответственно почвам различной степени увлажнения — мезоморфным и полугидроморфным, чередующимся друг с другом. Формирование таких чередующихся элементов комплексной растительности связано с развитием на длинных и пологих шлейфах делевого микрорельефа. Ложбины (гидроморфные позиции) являются зонами стока; сброс влаги по ложбинам приводит к усиленному дренажу гряд и расплыванию в их пределах границ между разностями РП, сменяющими друг друга на протяжении всей стартовой зоны. В верхних частях подгорных шлейфов (на границе стартовой зоны и ЗР 1-го порядка) на богатом стоке часто формируются комплексы РП, элементы которых представлены евтрофными тундрами. В этом случае полугидроморфные позиции делей являются зонами основного стока и формирования элементов евтрофных тундр. Происходит выщелачивание почв гряд, состав почвенных растворов на всем их протяжении становится кислым, что также определяет постепенность границ между разностями олиготрофных тундр этих гряд.

В основу классификации фитокатен положена классификация фитоценозов и разреженных группировок, выполненная с помощью доминантного подхода с привлечением экологических групп видов. Использован материал 430 геоботанических описаний,[3] сделанных на ключевом участке в среднем течении р. Паляваам в западной окраинной части Чукотского нагорья, относимого к северному варианту подзоны южных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973). В результате группировки описаний по признакам доминирования и содоминирования с использованием групп видов, характеризующих экологическую специфику местообитания, выделено 26 ассоциаций и 6 комитаций (типов разреженных группировок: Александрова, 1983). Выделенные синтаксоны имеют подразделения: субассоциации (по признаку варьирования обилия содоминантов), варианты (по признаку включения или невключения в сообщество одного или нескольких индикаторных видов); субкомитации (по признаку варьирования покрытия наиболее обильных видов), варианты комитаций (по признаку включения или невключения в группировку ряда индикаторных видов).

Выявление внутренних подразделений синтаксонов позволило рассмотреть фитокатены с точки зрения их флористического единства. Субассоциации и особенно варианты ассоциаций в каждой конкретной фитокатене указывают на флористические уклонения сообществ и группировок от их основных типов. Чаще всего в пределах одной зоны или нескольких смежных структурно-функциональных зон эти уклонения проявляются как единая и очень сильно выраженная экологическая специфика всех элементов-ступеней. Так, на склонах северной экспозиции следуют друг за другом синтаксоны, представленные вариантами Salix tschuktschorum,[4] Cassiope tetragona, указывающими на нивальный характер растительности большей части склона. На ряде подгорных шлейфов южных экспозиций ниже ЗР 1-го порядка следуют друг за другом синтаксоны, представленные вариантами Salix reticulata, Arctous erythrocarpa, указывающими на евтрофный характер формирующихся здесь тундр. В пределах нескольких зон конкретной фитокатены макроуровня всегда существует 1—2 вида, обладающих высокой парциальной активностью и в силу этого являющихся интеграторами РП (Юрцев, 1987). Такие виды являются очень важным индикаторным и классификационным признаком крупных отрезков фитокатены. В пределах фитокатены такой вид определяет сходный характер уклонения большинства синтаксонов от типа — явление, названное нами ранее комбинационной вариабельностью ассоциаций (Холод, 1989). Комбинационная вариабельность определяется экологической спецификой местообитания и обозначается через вид, отражающий эту специфику и «маркирующий» в классификационной схеме сообществ ту или иную субассоциацию или вариант ассоциации.

---

[3] Часть геоботанических описаний сделана Н. А. Секретаревой и В. Д. Давыдовым.

[4] Латинское название вида «маркирует» ту или иную субассоциацию или вариант. Название одного вида маркирует один синтаксон.

Синтаксономия, положенная нами в основу изучения структуры РП, позволяет выявить уровень сложности территориальной единицы РП. Этот критерий разграничения уровней сложности РП был впервые предложен В. В. Мазингом (1965). В настоящей статье мы рассматриваем субассоциацию и вариант ассоциации (или соответствующие подразделения комитации) как основную первичную единицу нулевого уровня сложности, позволяющую рассматривать элементы-ступени фитокатены как различные ассоциации (комитации) или различные субассоциации или варианты одной ассоциации (и разграничивать внутри ступеней элементы комплексного РП), а фитокатену в целом — как сложное образование надценотического уровня неоднородности. Уровень сложности рассматриваемых здесь фитокатен мы определяем по соотношению их с рангом рельефа (Грибова, Исаченко, 1972), в данном случае — макрорельефа. В последнее время синтаксономические категории положены в основу описания территориальных единиц РП разными авторами, работающими как в русле доминантного подхода к классификации растительности (Паянская-Гвоздева, 1990), так и флористико-социологического (Наумова и др., 1987).

В классификационную схему нами включены все фитокатены, краевые части которых (стартовая зона и зона затухания процесса континуализации) соответствуют аккумулятивным и элювиальным позициям ландшафта. В схему не включены фитокатены, верхние конечные зоны которых приурочены к вторичным элювиальным позициям, соответствующим в рельефе сильно выдвинутым уступам склонов, складкам 2-го порядка, формирующимся на крыльях складок 1-го порядка.

Приведенные выше параметры фитокатен позволяют рассматривать последние как морфологическое и структурно-функциональное образование РП, единое по признаку характера освоения (или потенциальных возможностей освоения) горных склонов растительностью. Морфологическое строение каждой фитокатены отражает современное состояние этого процесса и представляет основу классификации фитокатен макроуровня. Внутренняя дифференциация каждой фитокатены на структурно-функциональные зоны, типологический спектр растительности каждой из этих зон, дифференциация РП в ряде ступеней на комплексы, наличие экологических пауз, сходный характер комбинационной вариабельности ассоциаций — все эти структурные и морфологические особенности фитокатен мы рассматриваем как взаимосвязанные и в совокупности отражающие определенную стадию освоения горного склона растительностью. В один тип нами объединены фитокатены, характеризующиеся сходством следующих характеристик: соотношения континуального и дискретного РП в различных структурно-функциональных зонах (по соотношению протяженности отрезков вдоль вектора континуализации), соотношения протяженности стартовой зоны к протяженности всей фитокатены, наличия и типа комплексов РП в определенной структурно-функциональной зоне, степени типологической выраженности ЗР 1-го порядка, преобладающих экологических градиентов и типов местообитаний, характера комбинационной вариабельности ассоциаций, количества экологических пауз, характера фитоценотического спектра в структурно-функциональных зонах. Принцип замещения ассоциаций позволяет объединить в один тип те фитокатены, в которых наблюдается различие типологического состава растительности на сходных ступенях в пределах одной структурно-функциональной зоны. Поскольку характер и степень освоения склона растительностью «зафиксирован» в продольном профиле склона, то характер последнего, меняющийся от равновесного до резко неравновесного, принят для обозначения типа фитокатен. Выделено 6 типов фитокатен, наименование и краткая характеристика которых приводится ниже.

I. Равновесные, с континуальным РП в большей части склона. Развитый топографический континуум стартовой зоны, достигающей $^4/_5$ от протяженности фитокатены. Анизоморфные тесселляты полосчатого типа в большей части стартовой зоны. Типологически ярко выраженная ЗР 1-го порядка. Преобладают градиенты увлажненности, в меньшей степени — заснеженности. Преобладают геохимически кислые местообитания. Нивальный характер комбинационной вариабельности ассоциаций (субассоциации Salix polaris, S. tschuktschorum, вариант Cassiope tetragona) основной части стартовой зоны при подчиненном характере гигрофитного характера вариабельности (варианты Carex stans, Salix pulchra). Экологические паузы либо отсутствуют, либо число их не превышает 1 (в зоне активного освоения склона). Преобладают в стартовой зоне ерниковые (*Betula exilis*), кочкарнопушицевые (*Eriophorum vaginatum*) и осоковые (*Carex lugens*) тундры; в ЗР 1-го порядка — кассиоповые (*Cassiope tetragona*) и лишайниковые (*Stereocaulon wrightii*) тундры.

II. Относительно равновесные, с дискретным РП на всем протяжении фитокатены. Стартовая зона по протяженности не превышает $^1/_4$ длины всей фитокатены. Анизоморфные тесселляты полосчатого типа в стартовой зоне. Зона раздела 1-го порядка типологически трудно различима или вовсе отсутствует. Преобладают градиенты увлажненности в нижней части фитокатены. Преобладают геохимически как кислые, так и основные среднеувлажненные местообитания. Коррозионно-хионофобный характер комбинационной вариабельности ассоциаций (субассоциация Arctous alpina, вариант Salix sphenophylla). Экологические паузы отсутствуют. Преобладают кустарничковые (*Dryas punctata*, *Arctous alpina*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) тундры в стартовой зоне и в зоне активного освоения склона.

III. Неравновесные, с прерывисто-континуальным РП. Подчиненное положение континуума дискретному РП в стартовой зоне. Протяженность стартовой зоны не более $^1/_2$ протяженности фитокатены. Изоморфные тесселляты бугристо-мочажинного типа только в самой краевой (нижней) части фитокатены. Типологически ярко выраженная ЗР 1-го порядка. Преобладают градиенты увлажненности и заснеженности. Преобладают геохимически кислые, хорошо увлажненные местообитания. Олиготрофный и гигрофитный характер комбинационной вариабельности ассоциаций (варианты Rubus chamaemorus, Carex rariflora). Количество экологических пауз — до 2 (в стартовой зоне и в зоне активного освоения склона). Преобладают в стартовой зоне осоковые (*Carex lugens*) тундры, осоково-сфагновые (*Sphagnum lenense*, *Carex stans*) болота и заросли кустарников (*Salix pulchra*) и в ЗР 1-го порядка — ивковые (*Salix polaris*) и лишайниковые (*Stereocaulon wrightii*) тундры.

IV. Неравновесные, с преобладанием дискретного РП. Континуальный покров выражен в самой нижней части фитокатены. ЗР 1-го порядка типологически выражена неясно. Преобладают градиенты увлажненности и заснеженности. Преобладают геохимически основные, переувлажненные местообитания. Евтрофный характер комбинационной вариабельности ассоциаций (вариант Salix reticulata) при подчиненном значении нивального (субассоциация Cassiope tetragona). Экологические паузы — в количестве до 2 (в зоне активного освоения склона). Преобладают в стартовой зоне осоковые (*Carex lugens*) тундры, в ЗР 1-го порядка кустарничковые (*Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Dryas punctata*) тундры и в зоне активного освоения склона кассиоповые (*Cassiope tetragona*) тундры.

V. Неравновесные, с дискретным РП на всем протяжении склона. Зона активного освоения склона занимает до $^4/_5$ протяженности всей фитокатены. Стартовая зона почти не выражена. Типологически ярко выражена

Положение синтаксонов в типах фитокатен

Синтаксон	Тип фитокатен					
	I	II	III	IV	V	VI
Ассоциации						
1. Eriophorum vaginatum + Carex lugens - Ptilidium ciliare + Hylocomium splendens	$1\frac{\text{I; к/к}}{\text{Е}}$	—	—	—	—	I; д/д
2. Eriophorum vaginatum - Sphagnum lenense	I; к/к	—	—	—	—	—
3. Carex lugens + Betula exilis - Ptilidium ciliare + Dicranum elongatum	$3\frac{\text{I; к/к}}{\text{тр, }\underline{\text{Н}}}(1)$	—	$3\frac{\text{I; к/д}}{\underline{\text{тр}}\text{, Гр}}(1)$	—	—	$2\frac{\text{I; д/д}}{\text{тр, Е}}$
4. Carex lugens - Tomenthypnum nitens	$1\frac{\text{III; д/д}}{\text{Х}}$	—	—	I; к/д	—	$\frac{\text{I; д/д}}{\text{Х}}$
5. Carex lugens - Sphagnum girgensohnii + S. warnstorfianum	I; к/к	I; д/д	$1\frac{\text{I; д/к}}{\text{О}}$	—	—	$1\frac{\text{I; д/д}}{\text{Е}}$
6. Carex lugens + Cassiope tetragona — Tomenthypnum nitens + Hylocomium splendens	—	—	III; д/д	—	—	—
7. Betula exilis + Ledum decumbens - Dicranum elongatum + Cetraria cucullata	$3\frac{\text{I; к/к}}{\text{Г, }\underline{\text{тр}}}$	—	—	I; д/д	—	$1\frac{\text{I; д/д}}{\text{Г}}$
8. Betula exilis + Ledum decumbens - Aulacomnium turgidum	—	$1\frac{\text{II; д/д}}{\text{Н}}$	—	$1\frac{\text{III; д/д}}{\text{Н}}$	$1\frac{\text{III; д/д}}{\text{Н}}$	—
9. Vaccinium uliginosum subsp. microphyllum + Betula exilis + Dryas punctata - Hylocomium splendens	—	—	—	$1\frac{\text{II; д/к}}{\text{Н}}$	—	I; д/д
10. Dryas punctata + Arctous alpina - Rhytidium rugosum	—	$3\frac{\text{I, III; д/д}}{\text{Х, Е, Х,}}(1)$	2; III; д/д (1)	—	—	—
11. Dryas punctata + Herbosa - Rhytidium rugosum	—	—	—	$1\frac{\text{III; д/д}}{\text{Е}}$	III; д/д	—
12. Cassiope tetragona + Salix tschuktschorum + Betula exilis - Hylocomium splendens	II; д/к	—	—	—	—	I; д/д
13. Cassiope tetragona + Dryas punctata + Salix tschuktschorum - Dicranum spadiceum	$2\frac{\text{III; д/д}}{\text{тр, Н}}$	—	—	$3\frac{\text{III; д/д}}{\text{тр, Е, тр}}(1)$	—	2; I, II; д/д (1)
14. Cladina stellaris + C. arbuscula + C. rangiferina - Cassiope tetragona	—	—	III; д/д	—	—	2; III; д/д (1)
15. Alectoria ochroleuca + Cetraria nivalis - Cassiope tetragona	II; д/д	—	III; д/д	—	—	2; III; д/д (1)
16. Cetraria nivalis + Alectoria ochroleuca + Stereocaulon wrightii	—	—	2; II, III; д/д (1)	—	—	—
17. Umbilicaria proboscidea + Bryocaulon divergens + Parmelia stygia	—	$1\frac{\text{IV; д/д}}{\text{Х}}$	IV; д/д	—	IV; д/д	2; III, IV; д/д (1)
18. Salix lanata subsp. richardsonii - Arctous erythrocarpa - Tomenthypnum nitens	—	—	—	—	II; д/д	—
19. Salix krylovii - Sphagnum girgensohnii	—	—	I; д/д	—	—	—

Синтаксон	Тип фитокатен					
	I	II	III	IV	V	VI
20. Dryas punctata + Pulsatilla nuttaliana subsp. multifida + Carex obtusata	—	—	—	—	III; д/д	—
21. Sphagnum squarrosum - Carex stans + Salix pulchra	—	—	$1\frac{\text{I; к/д}}{\text{О}}$	I; д/д	—	I; д/д
Комитации						
22. Dryas punctata + Salix phlebophylla var. phlebophylla + Umbilicaria proboscidea	—	—	—	—	—	2; III, IV; д/д (1)
23. Dryas punctata + Saxifraga funstonii	III; д/д	III; д/д	—	—	$1\frac{\text{III; д/д}}{\text{К}}$	2; III; д/д (1)
24. Saxifraga funstonii + Senecio jacuticus	IV; д/д	—	—	III; д/д	—	—
25. Rhizocarpon geographicum + Umbilicaria proboscidea	—	—	—	IV; д/д	—	2; III, IV; д/д (1)
26. Artemisia kruhsiana + Phlojodicarpus villosus	—	—	—	—	$2\frac{\text{III; д/д}}{\text{К, tр}}$	—
27. Festuca auriculata + Aster alpinus + Phlojodicarpus villosus	—	—	—	—	2; III; д/д	—

Примечание. *Арабская цифра без скобки* — встречаемость (число раз) синтаксона в фитокатене; *арабская цифра в круглых скобках* — количество экологических пауз; *римская цифра* — структурно-функциональная зона, в пределах которой встречается данный синтаксон (если в нескольких зонах — тогда через запятую в последовательности снизу вверх); *строчные русские буквы через косую черту* — характер перехода к соседним разностям растительного покрова: «д» — дискретный, «к» — континуальный (слева от косой черты — характер перехода к разности, располагающейся гипсометрически выше, справа от черты — к разности, располагающейся гипсометрически ниже данной); *буквенный индекс под общей чертой дроби* — характер комбинационной вариабельности ассоциаций (при наличии нескольких субассоциаций или вариантов через запятую в последовательности снизу вверх; *подчеркнутый индекс* означает, что единым характером комбинационной вариабельности характеризуются две соседние ступени), далее в скобках перечислены виды, «маркирующие» те или иные субассоциации или варианты: Н — нивальный (*Salix polaris*, *Cassiope tetragona*, *Salix tschuktschorum*), Е — евтрофный (*Salix reticulata*, *Eriophorum triste*), О — олиготрофный (*Rubus chamaemorus*), К — криоксерофитный (*Pulsatilla multifida*, *Carex obtusata*), Г — гигрофитный (*Salix pulchra*, *Carex saxatilis*), П — петрофитный (*Carex rupestris*), Х — корразионно-хионофобный (*Dryas punctata*, *Arctous alpina*); Гр — горный вариант ассоциации; tр — (typicum) — основной вариант ассоциации. Отсутствие черты дроби и буквенных индексов означает, что синтаксон представлен основным вариантом ассоциации (комитации).

ЗР 1-го порядка. Преобладает градиент термичности (интенсивности инсоляционного режима). Преобладают хорошо обогреваемые (ксеротермные) местообитания в основной части фитокатены (зона активного освоения склона). Криоксерофитный характер комбинационной вариабельности ассоциаций (варианты Pulsatilla multifida, Carex obtusata). Экологические паузы отсутствуют. Преобладают в зоне активного освоения склона криоксерофитные степные и тундростепные сообщества и группировки (*Carex obtusata*, *Festuca auriculata*, *Dryas punctata*) и в ЗР 1-го порядка — заросли кустарников (*Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *Alnus fruticosa*).

VI. Резко неравновесные, с дискретным РП. Стартовая зона составляет не более $^1/_4$ протяженности всей фитокатены. Анизоморфные тесселляты полосчатого типа в стартовой зоне. Типологически ярко выраженная ЗР 1-го порядка. Преобладают градиенты заснеженности, щебнистости при подчиненном значении градиента увлажненности. Преобладают щебнисто-каменистые местообитания с долгим лежанием снега. Евтрофный характер комбинационной вариабельности ассоциаций (варианты Eriophorum triste, Salix reticulata). Количество экологических пауз — до 7 (в зонах активного освоения склона и затухания процесса континуализации). Преобладают в стартовой зоне ерниковые (*Betula exilis*) и осоковые (*Carex lugens*) тундры и в ЗР 1-го порядка — ивовые (*Salix tschuktschorum*) тундры.

Представление о типологическом составе каждого типа фитокатен и месте, занимаемом в фитокатене тем или иным синтаксоном, дает приводимая выше таблица. В ней приведены синтаксоны, встречающиеся в конкретных фитокатенах, наиболее характерных для каждого из приведенных выше типов. В названии ассоциации перечислены виды-доминанты (содоминанты) основных ярусов.[5] Виды, принадлежащие одному ярусу, соединены знаком «+», виды, принадлежащие разным ярусам, разъединены знаком «—». На первом месте в названии ассоциации указаны виды господствующих ярусов. В названии комитаций перечислены (через знак «+») виды комитаций, имеющие наибольшее покрытие. Совокупность цифровых показателей в таблице содержит сведения о встречаемости и положении (в тех или иных структурно-функциональных зонах) синтаксона в фитокатене, количестве экологических пауз, характере перехода (границ) к соседним разностям РП, комбинационной вариабельности ассоциаций (см. примечание к таблице).

Расчленение фитокатен на структурно-функциональные зоны позволяет рассматривать фитокатену как сложное морфоструктурное образование РП, в котором зафиксировано современное состояние (временной срез) процессов, происходящих в РП склонов.

Автор выражает признательность А. Е. Катенину за обсуждение рукописи статьи и О. М. Афониной за определение образцов мхов к геоботаническим описаниям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Александрова В. Д.* Проект классификации растительности Арктики // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1715—1730. — *Александрова В. Д.* Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука, 1983. 142 с. — *Алехин В. В.* Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1923—1924. Т. 32, вып. 1—2. С. 99—112. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука, 1972. С. 137—330. — *Гуричева Н. П.* О растительности природниковых луговин // Экология и биология растений целинных районов Казахстана. Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. 1965. Вып. 17. С. 200—218. — *Гуричева Н. П.* Растительность мелкосопочных луговин юго-западной части Центрального Казахстана (опыт использования метода микропоясных экологических рядов): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1972. 27 с. — *Катенин А. Е.* Классификация неоднородных территориальных единиц растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 186—197. — *Катенин А. Е., Резванова Г. С.* Типология фитокатен в растительном покрове нижнего пояса гор на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 2. С. 195—204. — *Коломыц Э. Г.* Ландшафтные исследования в переходных зонах. М.: Наука, 1987. 120 с. — *Мазинг В. В.* Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1965. Т. 14, № 1. С. 98—111. — *Макарова И. И., Катенин А. Е.* Лишайники межгорной равнины и низкогорий в среднем течении реки Амгуэмы на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 2. С. 159—169. — *Наумова Л. Г., Гоголева П. А., Миркин Б. М.* О симфитосоциологии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 6. С. 60—72. — *Паянская-Гвоздева И. И.* Структура растительного покрова северной тайги Кольского полуострова. Л.: Наука, 1990. 109 с. — *Холод С. С.* Структура растительного покрова и ее отражение на геоботанических картах (на примере тундр Западной Чукотки): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1986. 18 с. — *Холод С. С.* Крупномасштабное картографирование как метод детального изучения структуры растительного покрова (на примере арктической тундры острова Врангеля) // Геоботаническое картографирование 1989. Л.: Наука, 1989. С. 61—71. — *Холод С. С.* Фитокатены в растительном покрове горных территорий (на примере

---

[5] Латинские названия сосудистых растений приведены по работе: Юрцев и др., 1979; листостебельных мхов — по работе: Абрамова и др., 1961; лишайников — по работе: Макарова, Катенин, 1990.

тундровой зоны Северо-Востока СССР) // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 1. С. 42—51. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 7. С. 945—964. — *Юрцев Б. А.* Популяция растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 581—588. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 5. С. 111—122; вып. 6. С. 74—83.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 15 II 1991

SUMMARY

The classification of phytocatenas of mountain-slopes of the Central Chukotka is based on the notion of the vegetation developmental process on slopes under the influence of peneplainization of the mountain country. Six types of phytocatenas are distinguished. They differ in the proportion of continual and discrete vegetation cover, in the degree of manifestation and extention of structural and functional zones, in the presence and types of vegetation cover complexes, in the predominance of certain ecological factors and types of habitat. The differences also include the character of combinational variability of associations, the number of ecological pauses, the phytocoenotical spectra of each structural-functional zone.

УДК 581.5 : 528.9(574.1)
© 1991 г.

И. Н. Сафронова

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ МАНГЫШЛАКА

I. N. SAFRONOVA. BOTANICAL AND GEOGRAPHICAL SUBDIVISION OF MANGYSHLAK

Проведено дробное ботанико-географическое районирование Мангышлака, в результате которого выделено 5 округов и 19 районов, некоторые разделены на подрайоны. За основу взята субординационная система единиц, принятая для геоботанического районирования СССР (Лавренко, 1947). Дан обзор существующих карт ботанико-географического районирования Мангышлака. Отмечены характерные черты растительности каждого вновь выделенного округа.

Ботанико-географическое районирование, следуя Н. И. Кузнецову (1928) и Е. М. Лавренко (1968), мы трактуем как синтетическое, учитывающее особенности не только растительности, но и флоры. Задача ботанико-географического районирования состоит в делении территории на основании сходства и различия растительного покрова на объективно существующие регионы различного таксономического ранга. Они неоднородны внутри себя и в то же время представляют собой единство, целостность, определенную геоботаническую систему, возникшую в процессе исторического развития растительности на данном пространстве и отличающуюся от таковой на других территориях (Сочава, 1952, 1966, 1979; Коровин, 1962). Установление и изучение подразделений районирования необходимо для познания территориальной организации растительного покрова, для выработки принципов его использования.

Первое районирование Мангышлака осуществлено И. М. Крашенинниковым (1925) на карте районов Киргизской республики, составленной им в 1924 г. На этой карте Мангышлак разделен на 3 района: п-ов Бузачи, Мангышлакский р-н и Низменный р-н Устюрта. Районам дана очень краткая характеристика, так как сведения о растительности Мангышлака в то время были очень скудные.

В 1926 г. Комиссия экспедиционных исследований АН СССР развернула большие работы по изучению степей и пустынь, которыми была охвачена и территория Мангышлака. Выявленные в процессе работы закономерности растительного покрова нашли отражение на «Карте почвенно-ботанических районов Устюрта и полуострова Мангышлак» (1930). На ней Мангышлак разделен на 8 районов с подрайонами (всего 11 территориальных подразделений). Легенда представлена в виде кратких характеристик рельефа, почв и растительности каждого района, помещенных непосредственно на листе карты. Кроме того, имеется пояснительный текст (Борнеман, Спиридонов, 1929). Проделанное районирование Мангышлака хорошо отразило разнообразие его растительности и, что очень важно, тесно увязало его с разнообразием почвенно-геоморфологических условий. В тексте намечены зональные отличия в растительном покрове, которые, к сожелению, не нашли отражения на карте. Следует подчеркнуть, что данная карта легла в основу дальнейшего изучения растительности и районирования Мангышлака.

Позднее А. В. Прозоровский (1940) опубликовал схему геоботанических районов полупустынной, пустынной и эфемеровой областей СССР, где выделил такие территориальные категории районирования, как область, провинция, подпровинция, округ, а также отразил широтную зональность. Согласно этой схеме, Мангышлак лежит в пределах пустынной области и двух ее широтных зон: зоны настоящих пустынь и зоны южных пустынь, которые, по последним представлениям (Рачковская и др., 1990), соответствуют двум подзональным полосам — средних и южных пустынь. Зона настоящих пустынь делится Прозоровским на два округа, относящихся к Мангышлакской провинции: Бузачи, включающий в себя низменную солончаковую часть полуострова и часть, занятую песчаными массивами, и Мангышлакский округ, объединяющий центральную часть п-ова Бузачи и всю остальную территорию Мангышлака в пределах данной зоны. В зоне южных пустынь выделяется только один Красноводский округ, входящий в Закаспийскую подпровинцию Туркестанской провинции.

На Карте геоботанического районирования СССР (Карта..., 1947) принципиальных отличий от схемы Прозоровского (1940), касающихся разделения Мангышлака, нет. Произведены некоторые уточнения границ тех же округов, два из которых получили иные названия — Северо-Мангышлакский округ вместо Мангышлакского и Южно-Устюртский округ вместо Красноводского; третий — округ п-ва Бузачи — называется так же, как и в схеме 1940 г. Что касается положения Мангышлака в системе высших единиц районирования, то оно рассматривается несколько по-иному. Мангышлакская провинция переведена здесь в ранг подпровинции, входящей в Арало-Каспийскую провинцию. Закаспийская подпровинция, наоборот, получила более высокий ранг — провинциальный. Она разделена на две подпровинции, в одну из которых — Восточно-Прикаспийскую — входит южная часть Мангышлака.

Схема геоботанического районирования Казахстана, разработанная Н. И. Рубцовым (1952), в основном повторяет Карту геоботанического районирования (1947) с изменениями и дополнениями, которые не затронули Мангышлак.

Следующая схема районирования возникла в результате работ У. К. Кисыкова в Горном Мангышлаке и касается только этой территории (Кисыков, 1953). Автор в соответствии с физико-географическими условиями и характером хозяйственного использования выделил 6 геоботанических районов: два Тюбкараганских района, Южно-Мангышлакский, Каратауский, район Северного Актау и Северо-Актауский.

На схеме фитогеографического районирования Средней Азии Е. П. Коровин (1962) весь Мангышлак относит к одному Мангышлакскому округу Центрально-Казахстанской пустынной провинции, считая критерием разделения на округа преобладание определенного типа растительности или сочетание нескольких типов, обусловленное направлением физико-географического процесса.

На карте ботанико-географического районирования Казахстана, составленной Б. А. Быковым (1975), Мангышлак входит в Мангышлакско-Устюртскую подпровинцию Арало-Каспийской провинции.

Основой наших проектов ботанико-географического районирования как всей пустынной области, так и Мангышлака в частности является схема районирования пустынной области, созданная Е. М. Лавренко (1965а), согласно которой Мангышлак расположен в пределах двух провинций — Северотуранской и Южнотуранской, относящихся к Ирано-Туранской подобласти Афро-Азиатской (Сахаро-Гобийской) пустынной области. Однако рубеж между этими подпровинциями, как показали наши новые материалы, проходит несколько севернее, чем на карте Лавренко. Он близок к границе, проведенной на карте геоботанического районирования СССР 1947 г.

Проделанное нами ботанико-географическое районирование Средней Азии и Казахстана в пределах пустынной области имеет отличия от районирования

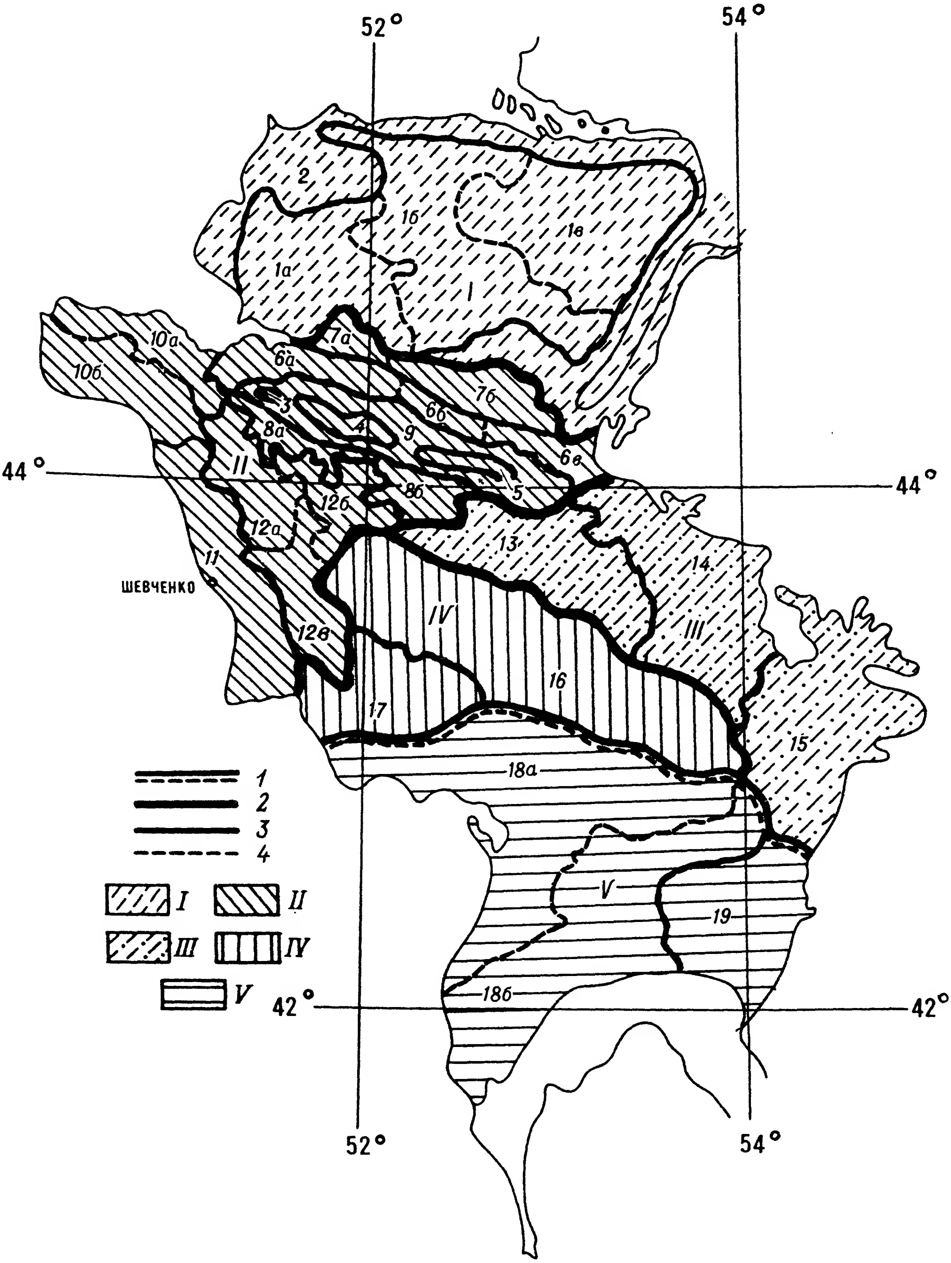
Лавренко, которые состоят в изменении границ (и названий) подпровинций Северотуранской провинции и в разделении Южнотуранской провинции, которую он рассматривал как единое целое, на две подпровинции. Согласно нашему районированию, Мангышлак лежит в пределах Западно-северотуранской подпровинции Северотуранской провинции и Западно-южнотуранской подпровинции Южнотуранской провинции, входящих в Ирано-Туранскую подобласть Сахаро-Гобийской пустынной области.

Новая карта ботанико-географического районирования Мангышлака создана на основе карты растительности (Сафронова, 1986), а также анализа существующих схем как ботанико-географического, так и почвенного, геоморфологического и ландшафтного районирований (Герасимов, 1930; Карта геоморфологического районирования СССР, 1947; Карта естественноисторического районирования СССР, 1947; Федорович, 1947, 1969; Рыбин, 1948; Лобова, 1957, 1960; Чупахин, 1967, 1970; Фаизов, 1970; Гвоздецкий, Николаев, 1971; Джамалбеков, 1974; Геоморфологическое районирование..., 1980).

При районировании Мангышлака за основу взята субординационная система единиц, принятая для «Геоботанического районирования СССР» (Лавренко, 1947). Содержание единиц, их объем за прошедшие годы получил некоторые уточнения и дополнения (Лавренко, 1965б, 1968; Сочава, 1966, 1979; Карамышева, Рачковская, 1973; Исаченко, 1977; Рачковская, 1989). Критериями выделения ботанико-географических единиц в первую очередь выступают фитоценотические и флористические признаки. Однако при выделении высших единиц районирования (область, подобласть, провинция, подпровинция) важное значение придается характеру растительного покрова в связи с определенными климатическими условиями, в то время как при выделении низших единиц (округов, районов) на первый план выступают особенности растительности, зависящие от своеобразия геоморфологических, геологических, почвенных условий. Провинции и подпровинции делятся на широтные полосы (подзоны), изменение растительности которых обусловлено сменой гидротермических условий с севера на юг.

Округ и район — единицы дробного районирования, которые выделяются в пределах подзональных полос. Именно эти единицы стали основными при районировании Мангышлака. По существующему определению вышеперечисленных авторов округ представляет собой закономерные сочетания типологических единиц растительности, зависящие от почвенно-геоморфологических условий и местной климатической обстановки. Во флоре округа всегда имеется группа видов, отсутствующая в соседних округах. Это общее определение при разделении Мангышлака на округа нами конкретизировалось. Мы наметили следующий перечень дифференцирующих признаков, характеризующих растительный покров округа: спектр формационного состава и роль тех или иных формаций в растительности, набор эдафических вариантов сообществ и степень их территориальной выраженности, разнообразие типов пространственной структуры растительного покрова (наличие гомогенной растительности, комплексности, наличие серий сообществ) и доминирование одного из них.

Понятие района до сих пор остается очень неопределенным. З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская (1973) совершенно справедливо отмечали, что округ и район близки по принципам выделения. По их мнению, существенные отличия между этими единицами районирования состоят в том, что округ является понятием не только фитоценотическим, но и флористическим. Различие флоры на уровне района связано с наличием или отсутствием подходящего субстрата, в то время как наличие определенной группы дифференцирующих видов в пределах округа является свидетельством палеогеографических событий и ботанико-географических связей. С другой стороны, район отличается от округа тем, что в его пределах совмещаются рубежи всех компонентов физико-географической среды. При выделении районов на Мангышлаке использованы те же признаки, что и при выделении округов (различия формационного состава, эдафических вариантов сообществ, типов пространственной структуры), но исходя из уже установленного набора этих признаков для округа. Конкретное площадное распределение их в пределах округа как раз и создает определенную пространственную структуру растительного покрова каждого района.



Ботанико-географическое районирование Мангышлака.

Границы: *1* — провинций, *2* — округов, *3* — районов, *4* — подрайонов; *I—V* — округа; *арабскими цифрами* на карте отмечены номера районов; *а, б, в* — шифры подрайонов. Объяснения см. в тексте.

В отдельных случаях районы делятся на подрайоны. В подрайоне при сохранении основных закономерностей, свойственных всему району, происходит площадное перераспределение компонентов, характеризующих структуру растительного покрова района.

Бóльшая часть Мангышлака ($^4/_5$ территории) лежит в полосе средних пустынь (Северотуранская провинция), меньшая — в полосе южных пустынь (Южнотуранская провинция). Первая полоса делится на 4 округа (*I—IV*), вторая — входит в один округ (*V*). На самом севере находится Бузачинский округ (*I*), к юго-западу от него располагается Тюбкараганско-Горномангышлакский (*II*), на восток от последнего лежат два округа — Восточномангышлакский (*III*) и Центральномангышлакский (*IV*), южная часть Мангышлака относится к Южномангышлакскому округу (*V*). Каждый округ делится на районы, ряд районов — на подрайоны; всего выделено 19 районов, а с подрайонами насчитывается 29 территориальных выделов (см. рисунок).

Бузачинский округ (*I*) — почти на всех схемах районирования выделяется в качестве самостоятельного округа (Карта..., 1930; Прозоровский, 1940; Карта..., 1947; Рубцов, 1952; Быков, 1975). По проведенным картометрическим подсчетам его площадь составляет 27% от общей площади Мангышлака и занимает $^1/_3$ площади полосы средних пустынь.

В растительном покрове Бузачинского округа, характеризующегося равнинным рельефом с большим количеством соров и солончаков и широким распространением бурых почв легкого механического состава и песков, господствуют сообщества гемипсаммофитных (25%),[1] псаммофитных (20.5%) и солончаковых (26%) вариантов растительности. Сообщества на каменистых местообитаниях (петрофитные варианты) занимают всего 11% площади. Остальная площадь округа приходится на соры, лишенные растительности (17.5%). Растительный покров, формирующийся на легких незасоленных почвах, обычно имеет однородную пространственную структуру, и она является преобладающей в данном округе (32%).[2] Растительность песчаных массивов, состоящая из серий сообществ, составляет всего 3.5% площади. Растительность с комплексной структурой, характерной для пелитофитных и гемипсаммофитных галофитных вариантов, занимает значительные площади (21%). Большие площади приходятся на неоднородный покров на солончаковых почвах, сообщества которого объединяются в экологические ряды (26%). На остальной площади, как уже отмечалось, растительность отсутствует. Полынные (36%) пустыни в округе преобладают над многолетнесолянковыми (21%). Среди полынников большую роль в растительном покрове играют лерхополынные из *Artemisia lerchiana* (17%) и белоземельнополынные из *A. terrae-albae* (15%) сообщества и незначительную — псаммофитнополынные из *A. santolina, A. tschernieviana.* Многолетнесолянковые пустыни представлены сообществами биюргуновой из *Anabasis salsa* формации (21%). Большие площади приходятся на сочномноголетнесолянковые из *Halocnemum strobilaceum, Kalidium caspicum* ценозы (26%).

Своеобразие растительности округа состоит в распространении и доминировании на песчаных почвах сообществ из *Artemisia lerchiana* — полыни, характерной для полосы северных пустынь, которая на Мангышлаке не выражена. Именно на п-ове Бузачи имеет фитоценотический оптимум еще одна полынь — псаммофил *A. tschernieviana.* Кроме того, этот округ отличается тем, что в составе обычных для северотуранских пустынь комплексов белоземельнополынных (*A. terrae-albae*) и биюргуновых (*Anabasia salsa*) сообществ участвуют сообщества из *Artemisia gurganica* (эндемичного вида для Мангышлака и Устюрта). В полынных сообществах на почвах легкого механического состава характерны злаки *Stipa caspia, Agropyron fragile.*

---

[1] Здесь и далее в скобках дается процентное отношение занимаемой тем или иным компонентом площади к общей площади округа.

[2] Следует подчеркнуть, что для Мангышлака понятие об однородной пространственной структуре является очень относительным, так как однородные пустыни здесь часто сочетаются с неоднородной растительностью на равнинах, солончаках, увалах и т. д. Все эти элементы сочетаний показываются на карте растительности дополнительными знаками (при номере и внемасштабными).

Бузачинский округ делится на 2 района: *1* — Бузачинский равнинный с преобладанием псаммофитных, гемипсаммофитных и пелитофитных вариантов (с подрайонами: *а* — Кызылкумским, *б* — Мястекским, *в* — Егизлакским); *2* — Бузачинский приморский с доминированием солончаковых вариантов пустынных сообществ.

Тюбкараганско-Горномангышлакский округ (*II*) на севере граничит с Бузачинским, на востоке — с Восточномангышлакским и Центральномангышлакским округами, на западе и юге имеет морскую границу. Округ немного уступает по размерам Бузачинскому, занимая около 24% площади Мангышлака или немного меньше $^1/_3$ полосы средних пустынь, но значительно превосходит первый по сложности устройства поверхности. Большую часть его составляет Горный Мангышлак, представляющий собой систему хребтов. В центре этой системы находятся три изолированных массива, сложенных пермскими и триасовыми породами, — Каратаушик, Западный и Восточный Каратау. Низкогорья окаймлены глубокими долинами, возникшими в результате денудации юрских и меловых отложений. Для долин характерны куэсты, останцы, увалы, такыры и солончаки. К северу и югу от Прикаратауских долин параллельно хребтам Каратау тянутся два кряжа — Северный и Южный Актау, сложенные верхнемеловыми и палеогеновыми отложениями, на которых несогласно лежат более молодые неогеновые образования. Рельеф хребтов Актау довольно сложный, обусловленный эрозией и эоловым выветриванием.

Очень расчлененный рельеф имеет и территория к югу от Южного Актау: Его создают многочисленные глубоковрезанные долины двух сухих в настоящее время гидрографических систем, которые кончаются в бессточных впадинах Кашкарата и Карагие. Эта часть округа сложена разнообразными по возрасту (от меловых до неогеновых) осадками; некоторые долины выполнены четвертичными отложениями.

Более выровненный увалистый рельеф с эродированными и мягкими склонами, чередующийся со слабоволнистыми и волнистыми равнинами, имеет остальная часть округа, к которой относятся Северомангышлакская низменность между хр. Северный Актау и п-вом Бузачи, п-ов Тюб-Караган, глубоко вдающийся в Каспийское море на западе округа, и равнины Западного Мангышлака между впадиной Карагие и берегом моря. Северомангышлакская низменность сложена верхнемеловыми и палеогеновыми отложениями, плато Тюб-Караган и равнины Западного Мангышлака — неогеновыми. Литологический состав пород включает известняки, мелы, песчаники, гипсоносные глины, сланцы, конгломераты и так далее.

Очень неоднороден и почвенный покров. Почвы относятся к одному типу — бурых почв. Встречаются почвы как легкого, так и тяжелого механического состава, маломощные, малоразвитые и полнопрофильные, без щебня или щебнистые, каменистые, грубоскелетные, с частыми выходами пород, с разной степенью засоления, местами образующие комплексы с солонцами и сочетающиеся с такырами. На дне бессточных впадин развиты соровые солончаки.

Растительный покров представлен сообществами всех эдафических вариантов: пелитофитными, гемипсаммофитными, гемипетрофитными, петрофитными, псаммофитными и солончаковыми, но господствуют петрофитные (42.5%) и гемипетрофитные (15.5%) сообщества, которые вместе занимают больше половины площади округа. Сообщества на суглинистых почвах (пелитофитные варианты) тоже характерны для округа (23%); остальные имеют небольшое площадное выражение: псаммофитные — 4%, гемипсаммофитные — 3.5%, солончаковые — 9%, соры — 2.5%. Серийная растительность занимает почти половину площади округа (43.5%), ей ненамного уступает по площади комплексный растительный покров (38%), на однородную растительность приходится всего 7% площади, неоднородный растительный покров на солончаках (экологические ряды сообществ) занимает 9%, растительность отсутствует на 2.5% площади.

Разнообразен формационный состав сообществ, доминирующих в округе. Значительно преобладают полынные пустыни (66.5%), представленные сообществами из трех видов: *Artemisia gurganica, A. lerchiana, A. terrae-albae.* Только в данном округе *A. gurganica* играет такую заметную роль в растительности, хотя она встречается во всех округах. Гурганскополынные пустыни превалируют на склонах хребтов Каратаушик и Западный Каратау. Широко распространена эта полынь и на склонах Восточного Каратау, но там обычно формирует сообщества вместе с *A. terrae-albae.* На равнинах Западного Мангышлака, где встречаются все три полыни, *A. gurganica* незначительно преобладает по обилию над *A. terrae-albae*, в то время как *A. lerchiana* заметно уступает по значению и той и другой. На п-ове Тюб-Караган сообщества всех 3 видов полыней занимают примерно равное положение. *A. lerchiana* очень характерна в Прикаратауских долинах для склонов увалов и куэст, сложенных песчаниками. Широко распространена она и по склонам кряжа Северный Актау в его западной части. В растительном покрове восточной оконечности Северного Актау преобладают сообщества *A. terrae-albae*, которые свойственны также равнинам Северомангышлакской низменности, равнинным частям Южного Актау и системы Карагие.

Интересно отметить в пределах округа наличие двух степных полыней *A. lessingiana* и *A. marschalliana*, сообщества которых в общей структуре растительности однако не имеют большого значения.

Немалая роль в округе принадлежит многолетнесолянковым пустыням. Биюргуновые из *Anabasis salsa* сообщества как обычно в Северотуранской провинции представлены достаточно широко (18%). Особенностью данного округа является распространение саксаульчиковых из *Arthrophytum lehmannianum* (2.5%) и чернобоялычевых из *Salsola arbusculiformis* (1.5%) пустынь, при этом чернобоялычевые сообщества на Мангышлаке больше нигде не встречаются, а саксаульчиковые характерны еще для Восточного Мангышлака. Только в Тюбкараганско-Горномангышлакском округе велико значение в растительном покрове тасбиюргуна *Nanophyton erinaceum.* Тасбиюргуновые ценозы на мелкомасштабной карте растительности не получили площадного выражения, но они участвуют в комплексах на шлейфах низкогорий, увалов, сложенных мелами, пестроцветами, на равнинах северной половины п-ова Тюб-Караган. Не выделяются самостоятельными контурами, но очень характерны для округа сообщества из полукустарников (*Ceratoides papposa, Salsola arbuscula, Convolvulus fruticosus*) и кустарников (*Atraphaxis replicata, Caragana grandiflora, Rhamnus sintenisii*), приуроченные к каменистым и щебнистым склонам гор и увалов, к ущельям, оврагам, каменистым саям, чинкам.

Характерной чертой растительности округа является большое участие эфемероидов и злаков в сложении сообществ. Эфемероиды представлены 3 видами: *Poa bulbosa, Catabrosella humilis* и *Carex physodes* (последняя только на песчаных почвах). Наиболее обычными злаками являются *Stipa caspia* и *Agropyron fragile*, которые имеют широкую экологическую амплитуду и обильны на сильно каменисто-щебнистых склонах гор и чинков, на песчаных почвах, а также всегда присутствуют в большем или меньшем количестве на супесчаных почвах. Наряду с ними в данном округе распространен (и только в нем широко, с единичными местонахождениями также на п-ове Бузачи) казахстанско-северотуранский ковыль *Stipa sareptana*, который на Мангышлаке меняет свою экологическую приуроченность и выступает здесь лишь как петрофил (точнее — псаммопетрофил). Редко встречается заволжско-казахстанский степной вид *S. lessingiana.* Из злаков стоит назвать еще такие петрофильные виды, как *S. caucasica, Achnatherum caragana, Eragrostis collina, Psathyrostachys lanuginosa,* которые обязательно появляются на сильно каменистых местообитаниях и на выходах пород (последний вид предпочитает засоленные породы).

Тюбкараганско-Горномангышлакский округ делится на 10 районов: *3* — Каратаушикский район с преобладанием петрофитных гурганскополынных сообществ; *4* — Западнокаратауский район с преобладанием петрофитных полынных сообществ: гурганскополынных, полынных из *Artemisia gurganica* и *A. lerchiana*, полынных из *A. gurganica и A. lessingiana*; *5* — Восточнокаратауский район с преобладанием петрофитных полынных из *A. terrae-albae* и *A. gurganica* сообществ и с распространением петрофитных чернобоялычевых сообществ из *Salsola arbusculiformis; 6* — Североактауский район с петрофитными лерхополынными, белоземельнополынными и чернобоялычевыми сообществами (с подрайонами: *а* — Кауше-Акмайским, *б* — Каурта-Компским, *в* — Каскырджолским); *7* — Северомангышлакский район с преобладанием комплексного покрова из белоземельнополынных и биюргуновых сообществ (с подрайонами: *а* — Кошакским, *б* — Аманкизылитским); *8* — Южноактауский район с петрофитными полынными из *Artemisia lerchiana* и *A. terrae-albae* сообществами и распространением комплексов белоземельнополынных и биюргуновых сообществ (с подрайонами: *а* — Кушским, *б* — Кызылтуранским); *9* — Прикаратауский район с преобладанием петрофитных лерхополынных сообществ; *10* — Тюбкараганский район с преобладанием гемипетрофитных комплексных полынных из *A. lerchiana, A. gurganica* и из *A. terrae-albae* пустынь и гемипетрофитных комплексов из белоземельнополынных и тасбиюргуновых сообществ (с подрайонами: *а* — Караганским, *б* — Кызылозенским); *11* — Западномангышлакский район с распространением гемипетрофитных полынных из *A. lerchiana, A. gurganica* и из *A. terrae-albae* комплексов и пелитофитных комплексов из биюргуновых и полынных из *A. terrae-albae, A. gurganica* и из *A. gurganica* сообществ; *12* — Карагиинский район с распространением комплексных пелитофитных и гемипсаммофитных пустынь из биюргуновых и белоземельнополынных сообществ и петрофитных серий сообществ на выходах известняков, мелов, песчаников (в том числе серии саксаульчиковых из *Arthrophytum lehmannianum* сообществ на засоленных песчаниках (с подрайонами: *а* — Нурмагамбетским, *б* — Кабыргинским, *в* — Батырским)).

Ряд районов округа соотносится с районами, которые выделялись ранее. Так Тюбкараганский район выделялся на карте 1930 г. Его юго-восточная граница проходила южнее мыса Карманды. На нашей карте она проходит чуть севернее, по оврагу Тюлькули. Изменение положения границы связано с тем, что начиная от оврага Тюлькули на п-ове Тюб-Караган постоянно встречаются гурганскополынно-карагановые (из *Artemisia gurganica, Caragana grandiflora*) сообщества по плоским каменистым потяжинам и саям. Появление этих сообществ является одним из критериев отделения Тюбкараганского района от Западномангышлакского. Два Тюбкараганских района, выделенные Кисыковым (1953), рассматриваются в настоящее время в ранге подрайонов, так как имеют единую историю формирования растительности. Район гидрографических систем Кашкараты и Батыря (Карагие) (Карта..., 1930) мы делим на два района: Западномангышлакский и Карагиинский, которые хорошо различаются по растительности, рельефу, почвам. В Горном Мангышлаке в самостоятельные районы выделяется каждый хребет этой горной системы, так как растительность каждого хребта имеет специфические черты. Северо-Актаускому району, по Кисыкову (1953), на рассматриваемой карте соответствует Северомангышлакский район.

Почвоведы (Джамалбеков, 1974) выделяют на территории рассматриваемого округа только 3 района: Горного Мангышлака, п-ова Тюб-Караган и Актау-Карагинский, что говорит о более широком понимании ими района как территориальной единицы.

В **Восточномангышлакский округ** (*III*) входит территория к юго-востоку от Горного Мангышлака, известная под названием Восточный Мангышлак. К этому округу мы относим также Беке-Башкудукскую долину, которая примыкает к пескам Башкудук и Саускан с юго-западной стороны, и северную часть впадины Карынжарык. На западе и востоке округ ограничен чинками Центрально-Мангышлакского плато и плато Устюрт. Округ занимает 16.5% площади Мангышлака или $^1/_5$ площади полосы средних пустынь. Почвенно-геолого-геоморфологические условия этого округа, как и предыдущего, достаточно разнообразны. В геоморфологическом отношении территория округа представляет собой огромное понижение, имеющее сложное тектоническое строение. Рельеф состоит из ряда долин, которые разделяются платообразными возвышенностями различной морфологической формы (вытянутыми, эллипсоидальными, варьирующими по ширине). Склоны возвышенностей, как правило, крутые, чинкообразные, иногда совершенно недоступные для подъема. Около половины площади округа занимают песчаные массивы. Долины сложены верхнеюрскими и нижнемеловыми, а возвышенности — верхнемеловыми и палеогеновыми мелами, известняками и песчаниками. Имеется группа останцов более древних пород — пермо-триасовых и нижнеюрских песчаников и известняков.

В долинах распространены серо-бурые солонцеватые почвы с солонцами преимущественно легкого механического состава; на склонах возвышенностей и на останцах — маломощные эродированные почвы; в причинковых низменных полосах и депрессиях — солончаки (пухлые, соровые) и такыры. Остальная часть округа занята песчаными почвами.

Растительный покров представлен сообществами псаммофитных, гемипсаммофитных, петрофитных и пелитофитных вариантов средних пустынь. Псаммофитные пустыни занимают большие площади (39%), как и в Бузачинском округе, но значительно разнообразнее по составу. Здесь встречаются лерхополынные из *Artemisia lerchiana* пустыни, белоземельнополынные из *A. terrae-albae*, псаммофитнополынные из *A. santolina, A. tschernieviana*, джузгуновые из *Calligonum leucocladum, C. caput-medusae*, терескеновые из *Ceratoides papposa*, псаммофитнокустарниково-полукустарниковые из *C. papposa, Astragalus karakugensis, Atraphaxis replicata*, саксауловые из *Haloxylon persicum, H. aphyllum*. Широко распространены гемипсаммофитные (11.5%) в основном белоземельнополынные пустыни. По сравнению с подобными вариантами в Бузачинском округе восточномангышлакские характеризуются бóльшей ролью злаков в составе сообществ (*Stipa caspia, Agropyron desertorum* var. *dasyphyllum*), меньшей — кеурека *Salsola orientalis*, более редким по встречаемости участием итсигека *Anabasis aphylla*. По склонам и вершинам увалов, сложенных песчаниками, характерными элементами белоземельнополынных сообществ становятся кустарник *Atraphaxis replicata*, полукустарники *Convolvulus fruticosus, Salsola arbuscula*, некоторые виды немногочисленного псаммофитного разнотравья — *Cousinia astracanica, Iris tenuifolia, Argusia sogdiana* и др. Немалая доля участия приходится на сообщества петрофитных вариантов (22%). Своеобразной чертой растительности Восточного Мангышлака являются саксаульчиковые из *Arthrophytum lehmannianum* сообщества, приуроченные к засоленным песчаникам и мелам. Очень характерны петрофитные разреженные кустарниково-полукустарниковые (*Salsola arbuscula, Convolvulus fruticosus, Astragalus turcomanicus, Atraphaxis replicata*) ценозы, распространенные по верхним частям чинкообразных склонов возвышенностей, представляющие собой почти лишенные растительности выходы мелов и известняков. На равнинах с суглинистыми почвами, занимающих разнообразные положения в рельефе (на платообразных возвышенностях, на подчинковых пониженных пространствах), встречаются сообщества пелитофитных вариантов пустынь (16%), представленные комплексами биюргуновых и белоземельнополынных сообществ или однородными биюргуновыми ценозами.

Половину площади округа занимает растительность, состоящая из сообществ, которые образуют серии как на песках (27.5%), так и на каменисто-щебнистых склонах гор и увалов (22%). Большая площадь приходится и на однородную растительность (25%), на комплексы — 14%, на соры, лишенные сообществ, — 11.5%. В растительном покрове доминируют ценозы 7 формаций: саксаульчиковые (21%), саксауловые (20%), биюргуновые (20%), лерхополынные (12%), белоземельнополынные (8%) и псаммофитнополынные из *Artemisia santolina*, *A. tschernieviana* (7.5%). Гурганскополынные сообщества здесь встречаются редко и приурочены в основном к такырам.

Восточномангышлакский округ делится на 3 района: *13* — Карасязь-Бостанкумский район с преобладанием полынных псаммофитных (*A. lerchiana*, *A. tschernieviana*) и гемипсаммофитных (*A. terrae-albae*, *A. lerchiana*) пустынь; *14* — Тюесу-Кольбайский район с преобладанием пелитофитных биюргуновых, петрофитных саксаульчиковых и псаммофитных джузгуново-саксауловых пустынь; *15* — Северокарынжарыкский район с преобладанием псаммофитных черносаксауловых пустынь. Первые 2 района соответствуют песчаному району юго-восточной части п-ова Мангышлак на карте 1930 г., захватывают они и восточную часть Беке-Башкудукского района на той же карте. Почвоведы (Джамалбеков, 1974) несколько по-иному трактуют территорию нашего округа, однако нам кажется, что расхождения могут быть устранены при совместной работе.

Центральномангышлакский округ (*IV*) — самый небольшой; он занимает 12% площади Мангышлака или $^1/_6$ часть полосы средних пустынь. Округ наименее разнообразен как по условиям среды, так и по характеру растительного покрова. Он включает в себя большую часть Центрально-Мангышлакского неогенового плато, которое характеризуется равнинным рельефом и отделяется чинковым уступом на западе и северо-западе от территории, входящей в систему впадины Карагие, на востоке — от Восточного Мангышлака, на северо-востоке довольно просто отграничивается от расчлененной Беке-Башкудукской долины. Гораздо труднее установление границы плато на юге, где оно плавно, без каких-либо заметных изменений в рельефе переходит в Киндерли-Каясанское плато. Границу между ними принято проводить южнее бессточных впадин Каунды и Басгурлы. Южная граница Центральномангышлакского округа не совпадает с ней, а проходит в 15—20 км к северу от указанных впадин, что связано с изменением формационного состава доминирующих в растительном покрове сообществ. Почвы округа серо-бурые.

Бо́льшую часть площади округа, характеризующегося бедностью и однообразием растительности, занимают сообщества пелитофитных (47.5%) и гемипетрофитных (45%) вариантов средних пустынь. Гемипсаммофитные (7%) и особенно псаммофитные (0.5%) варианты мало характерны. Преобладает комплексная структура (98%) покрова. Формационный состав доминирующих сообществ очень малочислен. Комплексы с преобладанием сообществ из *Anabasis salsa* распространены на 89% площади округа, а с преобладанием полынников из *Artemisia terrae-albae* — всего лишь на 10.5%. В составе комплексов часто участвуют ежовниковые (из *Anabasis brachiata*) и тасбиюргуновые (из *Nanophyton erinaceum*) ценозы, которые появляются при близком подстилании коренных пород или на выходах. Эти сообщества входят также в состав петрофитных серий, развивающихся по чинковым склонам плато и бессточных впадин. Характерными видами для округа являются кеурек *Salsola orientalis* и полынь *Artemisia gurganica*. Кеурек редко образует сообщества, чаще он выступает содоминантом в белоземельнополынниках и биюргунниках. Гурганскополынники приурочены к плоским депрессиям с такыровидными почвами, к западинам на такырах или окружают такыры по периферии. В составе гурганскополынных сообществ участвуют курчавка *Atraphaxis replicata* или полукустарниковый вьюнок *Convolvulus fruticosus*. Злаки для округа не характерны.

Центральномангышлакский округ делится на 2 района: *16* — Узенский район с преобладанием пелитофитных комплексных пустынь из белоземельнополынных, биюргуновых и гурганскополынных сообществ; *17* — Жиландыский район с безраздельным господством гемипетрофитных пустынь, состоящих из комплексов биюргуновых, белоземельнополынных, кеурековых (*Salsola orientalis*), ежовниковых (*Anabasis brachiata*) и гурганскополынных сообществ.

Центральномангышлакский округ включает северную, лежащую в полосе средних пустынь часть района Равнинного Мангышлака по Б. А. Борнеману и М. Д. Спиридонову (Карта..., 1930). Размеры почвенного района Центрально-Мангышлакского плато незначительно превышают размеры нашего округа (Джамалбеков, 1974), однако несовпадение южной границы округа и южной границы почвенного района довольно принципиально, так как эта граница очень высокого ранга — провинциального и подзонального. Для установления истины безусловно необходимы совместные исследования почвоведов и ботаников.

Южномангышлакский округ (*V*) — единственный округ в полосе южных пустынь. Он занимает 20% площади Мангышлака. Северная граница округа совпадает с границей между средними северотуранскими и южными южнотуранскими пустынями, западная идет по берегу Каспийского моря, южная — по северному берегу залива Кара-Богаз-Гол, на востоке округ ограничен чинком плато Устюрт. Равнины Южного Мангышлака сложены неогеновыми отложениями. На территории округа распространены серо-бурые солонцевато-солончаковые и корково-солончаковые почвы, образующие сочетания с такырами. К днищам впадин приурочены солончаки и пески.

Бóльшая часть округа характеризуется довольно однообразными условиями, что отражается в растительном покрове значительным преобладанием одного эдафического варианта над другими, одного типа пространственной структуры над другими.

В связи с тем что почвы близко подстилаются коренными породами, доминируют сообщества гемипетрофитных вариантов пустынь (69%). На пелитофитные сообщества приходится 12% площади, псаммофитные — 9.5%, петрофитные и солончаковые — по 4%.

Растительность Южномангышлакского округа очень неоднородна по структуре, преобладает комплексный покров (81%). Многим сообществам свойственна олигодоминантность: часто они образованы тремя или более содоминирующими видами. Неоднородность растительного покрова увеличивается сочетанием комплексов с сообществами на многочисленных бозынгенах (выпуклых или ровных участках с высокогипсоносными почвами), на такырах и на невысоких (2—2.5 м) уступах с выходами пород между равнинами разного гипсометрического уровня.

В комплексах доминируют сообщества двух формаций — тетыра *Salsola gemmascens* (45%) и кемрудской полыни *Artemisia kemrudica* (30.5%), не встречающихся севернее. Наряду с ними продолжают играть большую роль *Anabasis salsa, A. brachiata* и *Nanophyton erinaceum*. Возрастает значение кеурека *Salsola orientalis*, но следует сказать, что кеурековые ценозы встречаются нечасто, обычно этот вид содоминирует в кемрудополынных, биюргуновых и тетыровых сообществах. *Artemisia gurganica* на территории округа приурочена только к такырам. Она образует сообщества по западинам на такырах, либо окружает такыры по периферии. Почти постоянно с ней в подобных местообитаниях обильна курчавка *Atraphaxis replicata*. Последняя здесь, как и севернее, очень характерна и для выходов коренных пород вместе с *Convolvulus fruticosus* и особенно широко распространенным на юге Мангышлака белым боялычом *Salsola arburcula*. Характерным видом по выходам пород и на гипсоносных почвах становится *Ephedra aurantiaca*. По сравнению с более северными территориями увеличивается роль *Haloxylon aphyllum* как на песках, так и на сильно гипсоносных почвах. На солончаках появляются сообщества *Salsola gemmascens*, заметную роль играет *Reaumuria fruticosa*.

Южномангышлакский округ делится на 2 района: *18* — Киндерли-Каясанский с преобладанием гемипетрофитных комплексов тетыровых, кемрудополынных и ежовниковых сообществ и пелитофитных комплексов кемрудополынных и биюргуновых сообществ (с подрайонами: *а* — Каунды-Басгурлинским, *б* — Сенгирлинским); *19* — Южнокарынжарыкский район с преобладанием гемипетрофитных комплексов тетыровых, кемрудополынных, ежовниковых и тасбиюргуновых сообществ, петрофитных многолетнесолянковых (*Salsola gemmascens, S. orientalis, Anabasis brachiata, A. salsa, Nanophyton erinaceum*) сообществ и псаммофитных санталинополынно-псаммофитнокустарниковых (*Haloxylon aphyllum, Calligonum leucocladum, C. caput-medusae, C. junceum, Atraphaxis replicata, Artemisia santolina*) и осоково(*Carex physodes*)-кемрудополынных сообществ.

Выделяемый нами Южномангышлакский округ включает в себя только южные части района Равнинного Мангышлака и района Карынжарык по районированию Борнемана и Спиридонова (Карта..., 1930). По почвенному районированию Карынжарыкская впадина рассматривается как единый район (Джамалбеков, 1974), мы же делим ее на два района, входящие в разные провинции. Наши расхождения с почвоведами, как и во всех предыдущих случаях, вероятнее всего, устранимы, для этого требуется лишь проведение совместных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борнеман Б. А., Спиридонов М. Д. Очерк почв и растительности полуостровов Мангышлак и Бузачи // Отчет о работах почвенно-ботанического отряда Казахстанской экспедиции АН СССР. Исследования 1926 г. Л.: Изд-во АН СССР, 1929. Вып. 5. 260 с. — *Быков Б. А.* Региональный анализ флоры и ботанико-географическое районирование Казахстана // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад: Ылым, 1975. Вып. 5. С. 3—15. — *Гвоздецкий Н. А., Николаев В. А.* Казахстан. Очерк природы. М.: Мысль, 1971. 295 с. — *Геоморфологическое* районирование СССР и прилегающих морей. М.: Высш. шк., 1980. 343 с. — *Герасимов И. П.* Почвенные зоны в области Закаспийских степей и пустынь // Материалы Комис. экспед. исслед. Серия казахстанская. Отчет о работах почв.-ботан. отряда Казахст. экспед. АН СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1930. Вып. 4. ч. 2. С. 187—210. — *Джамалбеков Е. У.* Почвенные районы // Почвы полуострова Мангышлак. Алма-Ата: Наука, 1974. С. 125—136. — *Исаченко Т. И.* Провинциальное расчленение таежной области в пределах европейской части СССР и Урала // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 47—58. — *Карамышева З. В., Рачковская Е. И.* Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1973. 278 с. — *Карта* геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 152 с. — *Карта* геоморфологического районирования // Геоморфологическое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 172 с. — *Карта* естественноисторического районирования СССР // Естественноисторическое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 374 с. — *Карта* почвенно-ботанических районов Устюрта и полуострова Мангышлак // Отчет о работе почв.-ботан. отряда Казахст. экспед. АН СССР. (Материалы Комис. экспед. исслед. Серия казахстанская). Л.: Изд-во АН СССР, 1930. Вып. 4, ч. 1. Вклейка. — *Кисыков У. К.* Растительность и кормовые ресурсы Горного Мангышлака: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Алма-Ата, 1953. 14 с. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: Изд-во АН УзбССР, 1962. Кн. 2. 548 с. — *Крашенинников И. М.* Растительный покров Киргизской республики. Оренбург: Киргизский комиссариат земледелия, 1925. 104 с. — *Кузнецов Н. И.* Ботанико-географическое районирование европейской России // Зап. Одесск. о-ва естествоисп. 1928. Т. 44. С. 309—320. — *Лавренко Е. М.* Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 9—13. — *Лавренко Е. М.* Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области // Бот. журн. 1965а. Т. 50, N 1. С. 3—15. — *Лавренко Е. М.* О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР и сопредельных стран // Бот. журн. 1965б. Т. 50, N 9. С. 1260—1267. — *Лавренко Е. М.* Об очередных задачах изучения растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР // Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука, 1968. С. 45—69. — *Лобова Е. В.*

К вопросу о выделении пустынной зоны и разделении ее на провинции // Вопросы генезиса и географии почв. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 241—269. — *Лобова Е. В.* Почвы пустынной зоны СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 364 с. — *Прозоровский А. В.* Полупустыни и пустыни СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 207—480. — *Рачковская Е. И.* Растительность гобийских пустынь МНР (география и классификация): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1989. 41 с. — *Рачковская Е. И., Сафронова И. Н., Храмцов В. Н.* К вопросу о зональности растительного покрова пустынь Казахстана и Средней Азии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 17—26. — *Рубцов Н. И.* Растительный покров Казахстана // Очерки по физической географии Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1952. С. 385—451. — *Рыбин Н. Г.* О физико-географическом разделении территории Казахстана // Изв. АН КазССР. Серия географическая. 1948. Т. 57, вып. 1. С. 35—85. — *Сафронова И. Н.* Карта растительности Мангышлака // Геоботаническое картографирование 1986. Л.: Наука, 1986. С. 41—55. — *Сочава В. Б.* Основные положения геоботанического районирования // Бот. журн. 1952. Т. 37, № 3. С. 349—361. — *Сочава В. Б.* Районирование и картография растительности // Геоботаническое картографирование 1966. Л.: Наука, 1966. С. 3—13. — *Сочава В. Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 190 с. — *Фаизов К. Ш.* Почвы Гурьевской области. Алма-Ата: Наука, 1970. 352 с. — *Федорович Б. А.* Равнины и низкогорья Турана // Геоморфологическое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 91—103. — *Федорович Б. А.* Система природного районирования // Казахстан. М.: Наука, 1969. С. 289—308. — *Чупахин В. М.* О комплексном физико-географическом районировании как основе сельскохозяйственного освоения Казахстана // Развитие географических наук в Казахстане. Алма-Ата: Казахстан, 1967. С. 95—98. — *Чупахин В. М.* Природное районирование Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1970. 264 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 28 XII 1990

SUMMARY

Based on the small-scale map of vegetation and the analysis of the available botanical and geographical, soil, geomorphological and landscape subdivisions, the map of the botanical and geographical subdivision of Mangyshlak has been compiled. The district and the region are considered as the main units of the subdivision. The matter of these units is more clearly defined. Five districts and 19 regions are recognized on the Mangyshlak territory. Some of the regions are further subdivided into subregions. Altogether, 29 territorial subdivisions have been distinguished. The comparison of districts has been made and the characteristic features of vegetation cover in each district have been presented.

УДК 581.12:631.175
© 1991 г.

И. А. Куперман, Е. В. Хитрово

ДЫХАНИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЭКОТИПОВ *MEDICAGO FALCATA* (*FABACEAE*) В ИСКУССТВЕННОМ ФИТОЦЕНОЗЕ

I. A. KUPERMAN, E. V. KHITROVO. DARK RESPIRATION AND BIOMASS PRODUCTION OF *MEDICAGO FALCATA* (*FABACEAE*) ECOTYPES IN THE ARTIFICIAL PHYTOCOENOSE

Приводятся результаты 4-летнего интродукционного эксперимента, в котором изучали темновое дыхание и продуктивность 7 экотипов и одного районированного сорта *Medicago falcata*. Обнаружена сильная отрицательная корреляция между изучаемыми показателями в фазу цветения при первом укосе. Рассматриваются причины такой связи и обсуждаются перспективы использования характеристик дыхательного газообмена в селекционном процессе вообще, а также при введении в культуру представителей дикой флоры.

Проблема повышения продуктивности искусственных фитоценозов (посевов) путем управления величиной дыхательных затрат давно привлекает внимание исследователей (Семихатова, 1982). Реальные очертания она приобрела после того, как было показано (McCree, 1970; Thornley, 1970), что дыхание имеет две компоненты, одна из которых снабжает энергией синтезы de novo (дыхание роста), а другая — процессы, обеспечивающие status quo растительного организма (дыхание поддержания), и стало ясно, что снижение дыхательных затрат, если оно вообще возможно, может осуществляться только за счет дыхания поддержания. Впервые отбор на пониженное дыхание поддержания у райграса пастбищного *Lolium perenne* L. провел D. Wilson (1975). Выделенные им генотипы формировали более продуктивные, чем совокупность исходных генотипов, фитоценозы (Robson, 1982a; Wilson, 1982; Wilson, Jones, 1982). Опубликованы результаты экспериментов, выполненных с озимой пшеницей *Triticum aestivum* L. (McCullough, Hunt, 1989), где авторами была поставлена обратная задача — сравнить дыхание генотипов, формирующих фитоценозы различной продуктивности. Результаты обнаружили устойчивую отрицательную корреляцию между интенсивностью дыхания и величиной надземной биомассы в период цветения.

Задача настоящей работы также заключалась в исследовании в условиях полевого искусственного фитоценоза связи между дыханием надземных органов и их биомассой у ряда экотипов люцерны серповидной (желтой) *Medicago falcata* L., интродуцированных из различных районов Алтая и Тувы.

Материал и методика

Medicago falcata — полиморфный вид, образующий на протяжении обширного ареала большое разнообразие экотипов — локальных популяций (Синская, 1950; Пленник, Полидоров, 1977, 1981). Объектами исследования были сорт-стандарт Марусинская 425 и 7 экотипов Тувы и Алтая из коллекции лаборатории интродукции кормовых растений Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО АН СССР. Растения выращивали из семян с экспозиционных делянок. Так как делянки находились в зоне вероятного взаимоопыления, то возможна некоторая конвергенция между экотипами. По-видимому, фактически различия между экотипами по изучаемым показателям более значительны, чем полученные в наших экспериментах.

Условия местообитания исследуемых экотипов, согласно материалам Р. Я. Пленник, были следующими (цифры означают номера делянок экспозиции).

№ 16. Северный Алтай, с. Чемал. 450 м над ур. м. Разнотравно-ковыльная каменистая луговая степь. Отдельные кусты или группы по 2—3 растения.

№ 18. Северо-восточный Алтай, устье р. Чулышман, 400 м над ур. м. Злаково-разнотравный пойменный луг, отдельные кусты.

№ 20. Северный Алтай, с. Шебалино, 850 м над ур. м. Злаково-разнотравный лесной луг, отдельные кусты.

№ 22. Юго-восточный Алтай, с. Курай, 1750 м над ур. м. Злаково-разнотравная каменистая степь, редкие группы по 2—3 растения.

№ 28. Северная Тува, с. Верх-Усинское, 850 м над ур. м. Злаково-полынная залежь, куртины.

№ 30. Центральная Тува, г. Шагонар, 580 м над ур. м. Злаково-разнотравно-бобовый солончаковый луг, куртины.

№ 31. Западная Тува, Хонделенское плато, 900 м над ур. м. Разнотравно-бобово-караганниковая каменистая опустыненная степь, отдельные низкорослые (15—30 см) кусты.

Искусственный фитоценоз (посев) был заложен на опытном участке ЦСБС (окр. г. Новосибирска) в июле 1986 г. по пару. Почвы дерново-подзолистые, легкого механического состава, бесструктурные, малогумусные, среднеобеспеченные фосфором и низко — калием. Перед посевом внесли удобрения под боронование «в запас» — из расчета P_2O_5 — 300 кг/га, K_2O — 1000 кг/га (в виде суперфосфата и хлористого калия) и молибденовокислый аммоний в рядки (0.1 г на погонный метр рядка). Азотные удобрения не вносили.

Площадь каждой делянки — 10 $м^2$ (5 × 2), ширина междурядий — 15 см, дорожек между делянками — 20 см, повторность двукратная. Норма высева семян 20 кг/га. Ежегодно проводили две прополки — в июне и в августе. Продуктивность учитывали путем двух сплошных укосов в фазе цветения в конце июня и в конце августа.

Интенсивность дыхания по поглощению O_2 при 25 °С (дыхательную способность) измеряли накануне укоса по методике, описанной ранее (Куперман, Хитрово, 1977).

Сравнительное изучение дыхания фитоценоза требует корректной методики получения репрезентативной выборки. Люцерна представляет собой трудный объект из-за сложного многолетнего онтогенеза, в процессе которого формируется возобновляющийся при отрастании из многочисленных разнокачественных побегов нескольких порядков куст с небольшими многочисленными листовыми пластинками, характеризующимися разнообразием формы, опушения, анатомических особенностей, что связано с ярусностью, возрастными и сезонными особенностями (Иванов, 1980). При таких сложной морфологии и индивидуальных различиях практически невозможно выделить у разных кустов аналогичный орган (например, лист определенных побега и яруса), а в сомкнутом фитоценозе уже на второй год жизни нельзя выделить и индивидуальное растение, поэтому исследователи, работающие с люцерной в полевых условиях, в качестве «элементарной единицы» используют не индивид и не отдельный орган, а целиком побег первого порядка со всеми относящимися к нему органами и побегами следующих порядков (Volenec et al., 1987). Такой побег использован для измерения интенсивности дыхания в настоящей работе.

ТАБЛИЦА 1

Топография дыхательной способности одного 55-сантиметрового побега люцерны Марусинская 425, мкл·г$^{-1}$·ч$^{-1}$

Верхняя треть			Средняя треть			Нижняя треть			В среднем по побегу
побег I порядка	побеги II порядка	в среднем	побег I порядка	побеги II порядка	в среднем	побег I порядка	побеги II порядка	в среднем	
4100	5670	4780	2530	4230	3140	1830	3000	2130	3070

ТАБЛИЦА 2

Дыхательная способность побегов, различающихся по диаметру стебля, мкл·г$^{-1}$·ч$^{-1}$ (НСР_{095} = 180)

Экотип	Диаметр, мм		
	3.5	2.5	1.5
№ 16	2840	3160	2680
№ 18	3100	3460	3360

Оценка дыхательной активности различных частей одного разветвленного побега в фазу начала бутонизации (табл. 1) подтвердила описанную в литературе (Roberts, 1952; Куперман, Хитрово, 1977, 1990) гетерогенность дыхания различных органов и частей растений, зависящую от их возраста («ростового состояния»). Побеги различного диаметра в фазу начала бутонизации тоже различались между собой по дыхательной способности, но, судя по полученным данным (табл. 2), их усредненное дыхание мало определялось толщиной побега, т. е. в поздние фазы развития средняя проба различных побегов была достаточно информативной по отношению к изучаемому показателю. Исходя из этого, мы использовали методику рендомизированного отбора: на каждой из двух делянок, которыми был представлен экотип, отбирали по смешанному образцу из 20—30 побегов; в лаборатории из каждого образца выделяли по две пробы, содержащие 3—4 целых побега, т. е. повторность измерения дыхания была 4-кратной. На отбор проб в поле и подготовку их к измерению затрачивали примерно 1.5 ч.

После измерения дыхания в тех же образцах, высушенных при 70 °С и размолотых, определяли концентрацию белкового азота ($\text{N}_\text{б}$) по Кьельдалю (белок осаждали трихлоруксусной кислотой).

Статистическую достоверность различий между вариантами характеризовали с помощью наименьшей существенной разности при 95%-ном уровне вероятности (НСР_{095}), взаимосвязь между показателями — с помощью коэффициента корреляции (Доспехов, 1985).

Результаты

1. Общая и белковая продуктивность

Эксперимент продолжался в течение 8 ростовых периодов (по 2 периода в год), укосы проводили в конце июня и в конце августа. Гидротермический режим в первые периоды роста растений (май—июнь) был более благоприятен, чем во вторые (июль—август). Так, в августе 1988 г. высокая влажность воздуха способствовала сильному поражению мучнистой росой, а в июле—августе 1989 г. длительная засуха не позволила провести повторный (6-й) укос. Кроме того, по нашим наблюдениям, первые периоды вегетации были на 10—15 дней продолжительнее вторых, так как весной лаг-период (время от пробуждения до разворачивания почек возобновления) приходился на апрель, и фитоценоз эффективно фотосинтезировал почти 2 мес (май и июнь), а летом — на июль, что сокращало вегетацию до 1.5 месяцев (середина июля—август). Поэтому летние

ТАБЛИЦА 3

Продуктивность по годам, г сух. надземн. биомассы·м$^{-2}$

Экотип	1987		1988		1989	1990		В среднем	
	$У_1$	$У_2$	$У_3$	$У_4$	$У_5$	$У_7$	$У_8$	$У_1$, $У_3$, $У_5$, $У_7$	$У_2$, $У_4$, $У_8$
№ 16	530	320	650	280	700	700	310	640	300
№ 18	410	290	610	240	720	710	340	610	290
№ 20	280	300	460	230	580	640	290	490	270
№ 22	360	340	530	280	730	750	390	590	340
№ 28	450	420	710	300	800	870	400	710	370
№ 30	460	380	620	230	740	820	380	660	330
№ 31	440	280	580	200	500	540	280	520	250
Сорт	480	510	590	360	560	690	390	580	420
В среднем	430	360	590	260	670	720	350	600	320
НСР$_{095}$	60	40	90	20	100	120	90		

укосы ($У_1$, $У_3$, $У_5$, $У_7$) были более продуктивны, чем осенние ($У_2$, $У_4$, $У_8$) (табл. 3). У большинства экотипов продуктивность первых укосов росла от года к году больше, чем у сорта, и к $У_5$ уже 5 экотипов превосходили сорт. При повторных укосах сорт имел явные преимущества, так как отличался более активным отрастанием, однако вклад повторного укоса в общую продуктивность был меньше, чем первого, поэтому в целом сорту достоверно уступали лишь два из исследованных экотипов (№ 20 и № 31). По высоте растений на первом месте всегда располагался сорт, экотипы между собой различались мало (лишь экотип № 31, как и в природных условиях, был самым низкорослым). При повторных укосах высота у всех объектов была значительно меньше, чем при первых.

При сравнении содержания белка (выраженного через N_6) обращает на себя внимание, во-первых, более высокая концентрация при повторных укосах, и, во-вторых, хорошо выраженная, несмотря на общую слабую вариацию, более низкая концентрация у сорта в сравнении с экотипами (табл. 4). По-видимому, эти различия отражают изменение темпов развития растений: известно, что по мере старения растительного организма в биомассе увеличивается доля небелковых соединений. Более высокая белковистость при повторных укосах может быть связана с увеличением доли листьев (меньше высота растений), содержащих больше белкового азота, чем стебли. Кроме того, экотипы в сравнении с сортом имели более тонкие, менее одревесневающие побеги, обладающие, как показано J. Volenec et al. (1987), более высокими кормовыми достоинствами. В целом в равных условиях представители природной флоры по содержанию белка не

ТАБЛИЦА 4

Содержание белкового азота, % к сухой надземной биомассе (НСР$_{095}$ = 0.19)

Экотип	1987		1988		1989	1990		В среднем	
	$У_1$	$У_2$	$У_3$	$У_4$	$У_5$	$У_7$	$У_8$	$У_1$, $У_3$, $У_5$, $У_7$	$У_2$, $У_4$, $У_8$
№ 16	1.35	2.20	1.60	2.00	1.40	1.60	1.85	1.49	2.01
№ 18	1.40	2.15	1.70	1.80	1.35	1.60	2.05	1.51	2.00
№ 20	1.55	1.90	1.65	2.00	1.45	1.60	2.05	1.56	1.98
№ 22	1.55	2.05	1.55	1.75	1.25	1.15	1.70	1.38	1.83
№ 28	1.60	1.85	1.60	1.80	1.35	1.40	1.70	1.49	1.78
№ 30	1.55	1.85	1.60	1.90	1.45	1.30	1.95	1.48	1.90
№ 31	1.50	2.05	1.60	2.10	1.50	1.40	1.80	1.50	1.98
Сорт	1.25	1.70	1.60	1.75	1.25	1.50	1.50	1.40	1.65
В среднем	1.47	1.97	1.61	1.89	1.38	1.44	1.82	1.48	1.89

только не уступали сорту, но нередко превосходили его. Четкой разницы по белковистости среди экотипов не было, поэтому выход белка с единицы площади определялся в основном величиной урожая.

2. Дыхание

Дыхательная способность целых побегов у экотипов и сорта снижалась по мере перехода от фазы отрастания к фазам бутонизации и цветения во все ростовые периоды, что связано со снижением дыхания поддержания и доли ростовой составляющей дыхания вследствие изменения соотношения между растущими и стареющими органами в пользу стареющих. Например, у экотипа № 16 в первом цикле развития в 1988 г. снижение носило такой характер: 19 V — 8.1; 1 VI — 6.5; 16 VI — 3,4; 30 VI (перед укосом) — 2.8 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$ или в относительных единицах соответственно 29—23—12—10. Таким образом, в период, предшествующий укосу, изменение дыхания во времени было невелико — всего 20% за две недели. Эта стабилизация свидетельствует о том, что доля наиболее мобильной компоненты дыхания — дыхания роста — была невелика, и данные, приведенные в табл. 5, условно могут быть приняты за дыхание поддержания.

ТАБЛИЦА 5

Дыхательная способность побегов по годам, мг O_2·(г сух. биомассы)$^{-1}$·ч$^{-1}$ (НСР$_{095}$ = 0.4)

Экотип	1987		1988		1989	1990		В среднем	
	$У_1$	$У_2$	$У_3$	$У_4$	$У_5$	$У_7$	$У_8$	$У_1$, $У_3$, $У_5$, $У_7$	$У_2$, $У_4$, $У_8$
№ 16	2.9	2.7	2.8	3.4	2.6	2.7	3.4	2.8	3.2
№ 18	3.1	3.2	2.9	3.3	2.4	2.8	3.4	2.8	3.3
№ 20	3.4	2.9	3.2	3.3	2.9	2.9	3.7	3.1	3.3
№ 22	3.5	2.9	3.2	3.8	2.5	2.7	3.4	3.0	3.4
№ 28	3.3	2.7	2.9	3.3	2.5	2.5	3.6	2.8	3.2
№ 30	3.0	2.8	3.0	3.1	2.7	2.7	3.5	2.8	3.1
№ 31	3.2	2.8	2.9	3.4	2.7	2.9	3.7	2.9	3.3
Сорт	2.9	1.9	2.8	3.3	2.7	2.9	3.0	2.8	2.7
В среднем	3.2	2.7	3.0	3.4	2.6	2.8	3.5	2.9	3.2

По мере старения фитоценоза от года к году дыхание растений первых укосов в противоположность урожаю (см. табл. 3) постепенно снижалось вплоть до $У_5$. Данные по вторым укосам выглядят менее стройно, что несомненно отражает большую зависимость растений от текущей погодной обстановки (в первую половину вегетации осенне-зимний запас влаги в почве создает гидротермический буфер, стабилизирующий ход продукционного процесса). Поражение мучнистой росой во второй половине вегетационного периода влажного 1988 г. отрицательно сказалось на урожае: он был даже ниже, чем урожай второго укоса засушливого 1987 г. Дыхание в сравнении с предыдущим годом, напротив, существенно повысилось; при этом разница по интенсивности дыхания между объектами определялась, по-видимому, степенью поражения. Очень низкая интенсивность дыхания при $У_2$ у сортового посева объясняется наибольшим ускорением развития и старения под влиянием засухи 1987 г. В благоприятном по температуре и осадкам 1990 г. наблюдалось интенсивное ветвление побегов, что обусловило более высокий уровень дыхания по побегу в целом. Среди экотипов самым высоким уровнем дыхания при первых укосах отличался № 20 — луговой центрального Алтая, имевший самую низкую продуктивность (см. табл. 3).

3. Связь между дыханием, продуктивностью и содержанием белка

Для характеристики связей между дыханием, белком и продуктивностью, обусловленных генотипическими особенностями объектов, на основании табл. 3—5 были рассчитаны коэффициенты корреляции (табл. 6) как по каждому укосу, так и для усредненных по каждому экотипу данных за первые и повторные укосы. Такое усреднение, с нашей точки зрения, должно снижать «шум», связанный с неучтенными факторами и ошибками измерения. В рамках одного укоса, а также суммы первых укосов (1, 3, 5, 7), как это следует из данных табл. 6, связь продуктивности и дыхания с содержанием белка либо вовсе отсутствовала, либо была выражена очень слабо. Однако усреднение данных по вторым укосам (2, 4, 8) обнаружило существенное возрастание коэффициента корреляции, что может быть следствием большего содержания белка в биомассе растений вторых укосов (см. табл. 4). Отсутствие связи, а тем более отрицательная связь между содержанием белка и продуктивностью указывают на эффективную работу бобово-ризобиального комплекса, который полностью обеспечивал азотом продукционный процесс фитоценоза (в противном случае продуктивность положительно коррелировала бы с содержанием белка).

ТАБЛИЦА 6

Корреляционные связи между содержанием белка ($N_{б}$), дыхательной способностью (R_{Σ}) и продуктивностью (W)

Укос	Коэффициент корреляции (r)			Укос	Коэффициент корреляции (r)		
	R_{Σ} : W	$N_{б}$: W	$N_{б}$: R_{Σ}		R_{Σ} : W	$N_{б}$: W	$N_{б}$: R_{Σ}
1	—0.82	—0.51	+0.72	7	—0.74	—0.36	+0.24
2	—0.85	—0.78	+0.65	8	—0.51	—0.47	+0.58
3	—0.73	+0.09	—0.16	1, 3, 5, 7	—0.72	—0.24	+0.36
4	+0.13	—0.64	—0.12	2, 4, 8	—0.73	—0.95	+0.73
5	—0.74	—0.08	+0.08				

Примечание. При $r > 0.70$, $P > 0.95$.

Значительно четче была выражена корреляция между продуктивностью и дыханием. Из 7 укосов только 4-й выпадал из общего ряда. Эту аномалию можно объяснить упомянутым выше сильным поражением мучнистой росой, из-за которого на измененное патогеном дыхание растения-хозяина накладывалось дыхание самого патогена. Более слабая в сравнении с остальными укосами связь между дыханием и продуктивностью имела место при укосе 8. Причина ослабления связи может заключаться в нивелировке различий в дыхании из-за увеличения доли ростовой составляющей вследствие появления молодых побегов, так как в предукосный период благоприятная погода стимулировала ветвление. Таким образом, в условиях опыта для исследованных фитоценозов люцерны желтой была характерна достаточно сильная обратная корреляция между продуктивностью и дыханием поддержания, выраженным через интенсивность дыхания накануне укоса.

Обсуждение

Сопоставление данных по содержанию белка, дыханию накануне укоса и продуктивности, полученных у 8 генотипов за 7 укосов (4 вегетационных периода), показало, что влияние содержания белка на дыхание и продуктивность в целом неустойчиво. Вместе с тем для укосов с высокой урожайностью обнаружилась устойчивая обратная корреляция между дыханием, представленным в основном дыханием поддержания, и продуктивностью. В проведенных ранее (McCullough, Hunt, 1989) аналогичных опытах с 8 генотипами озимой пшеницы *Triticum aestivum* в течение двух вегетационных периодов были получены такие же результаты. Однотипная корреляция между дыханием (цитируемые авторы тоже специально не выделяли дыхание поддержания) и продуктивностью у столь различных культур дает основание полагать, что она может носить достаточно общий характер. В связи с этим возникает традиционный вопрос о причинно-следственной связи, так как дыхание, как и любая фенотипическая характеристика, имеет две компоненты — генетическую и экологическую, и различия в интенсивности дыхания могут быть при сохранении знака корреляции как причиной, так и следствием различной продуктивности. Опираясь на предшественников (Wilson, 1982, и др.), авторы опытов с озимой пшеницей различия в урожайности рассматривают как следствие генетически детерминированной различной интенсивности дыхания поддержания. Однако имеющиеся в литературе материалы не дают, с нашей точки зрения, оснований для столь однозначного предположения. В опытах M. Etzel et al. (1988) быстроотрастающие генотипы люцерны посевной *Medicago sativa* L. имели бóльшую, чем медленно отрастающие, биомассу как при одиночном стоянии (в расчете на одно растение), так и в фитоценозе (в расчете на единицу площади). Но если в первом случае листья перед укосом имели одинаковую интенсивность дыхания (что говорит об отсутствии генетически детерминированных различий в дыхании поддержания), то во втором дыхание листьев более продуктивного фитоценоза было существенно ниже, т. е. имела место обратная зависимость между дыханием и продуктивностью. Между повышенной продуктивностью и сниженным дыханием перед укосом вероятна следующая цепочка причинно-следственных связей: увеличение массы на единице площади→усиление взаимного затенения→снижение интенсивности фотосинтеза→падение метаболической активности→уменьшение потребности в энергии→снижение интенсивности дыхания поддержания. Эта связь между фотосинтезом и дыханием однозначна и, как показано в этой же работе, не зависит от действующего фактора: удаление части закончивших рост листочков сложноперистого листа люцерны усиливало, очевидно, через изменения донорно-акцепторных отношений фотосинтез; одновременно усиливалось и дыхание. В опытах Wilson (1982) генотипы райграса, различающиеся по характеризующему дыхание поддержания признаку «дыхание закончивших рост листьев», на первых этапах развития фитоценоза имели одинаковую биомассу, отнесенную к единице площади. Преимущества генотипов, более экономно расходующих субстрат, становились заметными и увеличивались по мере накопления биомассы, усиливающего взаимное затенение растений, т. е. экономия дыхательного субстрата способствовала росту продуктивности лишь после возникновения дефицита света и, следовательно, углеводов.

Таким образом, если генотипически детерминированы различия по одному признаку — либо по интенсивности дыхания поддержания, либо по начальным темпам увеличения биомассы, то обратная корреляция между урожаем и дыханием поддержания (а через него и суммарным дыханием) будет иметь место главным образом в сомкнутых фитоценозах: без взаимного затенения, обусловливающего дефицит углеводов, фитоценозы с исходной различной интенсивностью дыхания поддержания могут иметь одинаковую продуктивность, а фитоценозы с различным темпом отрастания при разной продуктивности могут иметь близкую интенсивность дыхания.

Если фитоценозы различаются по этим двум признакам, причем меньшая интенсивность дыхания поддержания сочетается с более энергичным отрастанием, то обратная корреляция между суммарным дыханием (через дыхание поддержания) и продуктивностью будет наблюдаться независимо от плотности стояния растений, и при повышении последней эти признаки будут действовать синергически.

ТАБЛИЦА 7

Влияние генетической детерминации интенсивности дыхания поддержания (R_m) и темпа стартового отрастания (W') на продуктивность (W) сомкнутого фитоценоза и интенсивность дыхания в период уборки (R_Σ)

Генетически детерминированные показатели		Показатели в период уборки	
R_m	W'	W	R_Σ
$R_{m1} = R_{m2}$	$W'_1 > W'_2$	$W_1 > W_2$	$R_{\Sigma 1} < R_{\Sigma 2}$
$R_{m1} < R_{m2}$	$W'_1 = W'_2$	$W_1 > W_2$	$R_{\Sigma 1} < R_{\Sigma 2}$
$R_{m1} < R_{m2}$	$W'_1 > W'_2$	$W_1 > W_2$	$R_{\Sigma 1} < R_{\Sigma 2}$
$R_{m1} < R_{m2}$	$W'_1 < W'_2$	$W_1 \cong W_2$	$R_{\Sigma 1}$ G $R_{\Sigma 2}$

Примечание. Индексами 1 и 2 обозначены разные генотипы.

Различия генотипов по двум признакам — интенсивности дыхания поддержания и темпам отрастания — дают 4 комбинации их сочетаний (табл. 7), из которых следует, что по крайней мере в 75% случаев должна прослеживаться отрицательная корреляция между дыханием и урожаем накануне уборки. С этим согласуются полученные нами коэффициенты корреляции ($r \approx -0.73$) для наиболее продуктивных первых укосов (см. табл. 6). Отметим еще одну проявляющуюся в сомкнутом фитоценозе особенность дыхания. На определенном этапе накопления биомассы, как это следует из упомянутых работ с райграсом (Wilson, 1975, 1982; Robson, 1982a), генетическая компонента, а именно пониженная интенсивность дыхания поддержания, может повышать в таком фитоценозе скорость накопления биомассы, что увеличивает листовой индекс, усиливая тем самым взаимное затенение растений. Это снижает удельный фотосинтез, вслед за которым, как показано J. A. Bunce (1989), снижается интенсивность дыхания. Следовательно, непосредственное влияние генетической компоненты дыхания на фенотипическое проявление признака может через изменение фитоценотической обстановки дополняться опосредованным. При этом наибольшие изменения должны, очевидно, происходить в средних ярусах: верхние ярусы по-прежнему остаются в условиях полной солнечной инсоляции, а нижние и так практически всегда испытывают дефицит света. В опыте с яровой пшеницей *Triticum aestivum* нами (Куперман, Хитрово, 1977) показано, что при усилении взаимного затенения растений именно в среднем ярусе происходит снижение интенсивности дыхания.

Энергия, освобождающаяся в процессе дыхания, расходуется на синтезы de novo, ресинтезы, поддержание градиентов и транспорт. Синтезы de novo и транспорт определяют накопление биомассы, поэтому экономия энергии может осуществляться, очевидно, только за счет ресинтезов и поддержания градиентов. Эти статьи расхода энергии зависят от количества и качества белка,«мембранного состояния» клеток, а также метаболической активности тканей и органов. Гетерогенность популяций по признаку «интенсивность дыхания поддержания» свидетельствует о том, что дополнительные затраты энергии на поддержание повышенной метаболической активности в закончивших рост органах должны компенсироваться другими полезными свойствами, в частности устойчивостью (Robson, 1982b). Однако при благоприятном сочетании внешних факторов эти полезные свойства не всегда «работают» на продуктивность. Несмотря на то что при нарастании биомассы фитоценоза снижение метаболической активности листьев следует за снижением освещенности, очевидно, это происходит с некоторым запаздыванием и не всегда адекватно, т. е. изменения на уровне фенотипа оказываются недостаточными. Целенаправленное изменение генотипа позволяет, как было продемонстрировано в опытах Wilson (1975, 1982), с пользой для продукционного процесса заблаговременно снизить эту активность.

Хотя связь дыхания поддержания, создающего энергетическую основу метаболической активности, с адаптацией, а следовательно, и с устойчивостью не вызывает сомнения, количественную информацию еще предстоит получить. (Априори считают (Day et al., 1985), что отрицательные последствия снижения уровня дыхания поддержания селекционным путем будут невелики). В общем можно полагать, что более высокие затраты на дыхание поддержания, а точнее на обеспечение повышенной метаболической активности, снижая интенсивность продукционного процесса, должны способствовать уменьшению зависимости растения от флуктуации внешних факторов, т. е. повышение устойчивости достигается за счет продуктивности. Очевидно, процесс экотипической дифференциации, как, впрочем, и выведение сортов, «вписывающихся» в конкретные экологические условия, это по существу поиск компромисса между потенциальной устойчивостью и потенциальной продуктивностью, осуществляемый на базе генотипической гетерогенности популяций путем естественного или искусственного отбора.

Если воздействия на экологические, в первую очередь эдафические, условия средствами агротехники в искусственных фитоценозах ограничены (экстенсивная агрокультура), то может оказаться целесообразным усилить дыхание поддержания с помощью селекции, что должно повысить устойчивость растений, способствуя тем самым стабилизации продуктивности. Однако при этом часть фактически не реализуемой потенциальной продуктивности будет, по всей видимости, потеряна. В условиях интенсивной агрокультуры, где флуктуация внешних факторов сглажена с помощью агроприемов, затраты на дыхание поддержания, напротив, могут быть, по-видимому, снижены, что позволит поднять продуктивность, правда, за счет потери части также практически не реализуемой потенциальной устойчивости. Такое снижение может оказаться весьма перспективным при доместикации растений местной флоры, прошедших длительный отбор и потому, несомненно, обладающих определенным резервом устойчивости. В значительной мере это может быть отнесено к нашему объекту — люцерне желтой, которая характеризуется широкой амплитудой устойчивости. При использовании в качестве исходного материала для создания новых сортов наиболее продуктивных экотипов № 28 и № 30 (см. табл. 3) в селекционную программу мог бы войти отбор на пониженное дыхание поддержания. Это вытекает из следующих соображений.

В среднем за 4 года исследования продуктивность первых укосов была почти в 2 раза выше, чем вторых — 600 или 320 г/м^2 соответственно (см. табл. 3). Если учесть, что из-за погодных условий использовать биомассу 1-го укоса значительно проще, чем 2-го, то становится очевидным, что при селекции люцерны и других кормовых растений в зонах, где по причине короткого вегетационного периода удается сделать не более двух укосов, основное внимание должно уделяться урожаю 1-го укоса даже в ущерб урожаю 2-го. Продуктивность 1-го укоса можно повысить за счет удлинения периода вегетативного роста путем селекции на раннее отрастание (сокращение лаг-периода) и позднее цветение. Увеличение биомассы фитоценоза повысит роль дыхательного газообмена в продукционном процессе, поэтому должно оказаться весьма перспективным включение в число селектируемых признаков интенсивности дыхания поддержания. Выполнение необходимых для этого условий (гетерогенность популяций, связь признака с продуктивностью, возможность его количественной оценки) и удачные эксперименты Wilson (1975, 1982) позволяют считать такой прогноз вполне реальным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с. — *Иванов А. И.* Люцерна. М.: Колос, 1980. 349 с. — *Куперман И. А., Хитрово Е. В.* Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск: Наука, 1977. 183 с. — *Куперман И. А., Хитрово Е. В.* Связь дыхания листьев кукурузы с ростом и содержанием белка // Физиология растений. 1990. Т. 37, № 1. С. 88—95. — *Пленник Р. Я., Полидоров Ю. Н.* Продуктивность экотипов *Medicago falcata* L. из Тувинской котловины при интродукции в лесостепь Западной Сибири (г. Новосибирск) // Растительные ресурсы южной Сибири и пути их освоения. Новосибирск: Наука, 1977. С. 134—146. — *Пленник Р. Я., Полидоров Ю. Н.* Биоморфологическая характеристика экотипов *Medicago falcata* из Хакасии и Тувы в условиях интродукции // Ресурсы и интродукция полезных растений. Новосибирск: Наука, 1981. С. 3—10. — *Семихатова О. А.* Роль исследований дыхания в развитии теории фотосинтетической продуктивности растений // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 8. С. 1025—1035. — *Синская Е. Н.* Люцерна — *Medicago* L. // Культурная флора СССР. М; Л., 1950. Т. 13, вып. 1. С. 126—195. — *Bunce J. A.* Growth rate, photosynthesis and respiration in relation to leaf area index // Ann. Bot. 1989. Vol. 63, N 4. P. 459—463. — *Day D. A., Vos O. C., Wilson D., Lambers H.* Regulation of respiration in the leaves and roots of two *Lolium perenne* populations with contrasting mature leaf respiration rates and crop yields // Plant Physiology. 1985. Vol. 78, N 4. P. 678—683. — *Etzel M. G., Volenec J. J., Vorst J. J.* Leaf morphology, shoot growth and gas exchange of multifoliolate alfalfa phenotypes // Crop Sci. 1988. Vol. 28, N 2. P. 263—269. — *McCree K. J.* An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions // Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen, 1970. P. 221—229. — *McCullough D. E., Hunt L. A.* Respiration and dry matter accumulation around the time of anthesis in field stands of winter wheat (*Triticum aestivum*) // Ann. Bot. 1989. Vol. 63, N 3. P. 321—329. — *Roberts D. W. A.* Physiological and biochemical studies in plant metabolism. VI. The effect of ontogeny on the physiological heterogeneity in the first leaf of wheat // Canad. J. Bot. 1952. Vol. 30, N 5. P. 558—570. — *Robson M. J.* The growth and carbon economy of selection lines of *Lolium perenne* cv. S23 with differing rates of dark respiration. 1. Grown as simulated swards during a regrowth period // Ann. Bot. 1982a. Vol. 49, N 3. P. 321—329. — *Robson M. J.* The growth and carbon economy of selection lines of *Lolium perenne* cv. S23 with differing rates of dark respiration. 2. Grown as young plants from seed // Ann. Bot. 1982b. Vol. 49, N 3. P. 331—339. — *Thornley J. H.* Respiration, growth and maintenance in plants // Nature. 1970. Vol. 227, N 5255. P. 304—305. — *Volenec J. J., Cherney J. H., Johnson K. D.* Yield components, plant morphololy and forage quality of alfalfa as influenced by plant population // Crop Sci. 1987. Vol. 27, N 2. P. 321—326. — *Wilson D.* Variation in leaf respiration in relation to growth and photosynthesis of *Lolium* // Ann. Appl. Biol. 1975. Vol. 8, N 3. P. 323—338. — *Wilson D.* Response to selection for dark respiration rate of mature leaves in *Lolium perenne* and its effects on growth of young plants and simulated swards // Ann. Bot. 1982. Vol. 49, N 3. P. 303—312. — *Wilson D., Jones J. G.* Effect of selection for dark respiration rate of mature leaves on crop yield of *Lolium perenne* cv. S23 // Ann. Bot. 1982. Vol. 49, N 3. P. 313—320.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР
Новосибирск

Получено 4 I 1991

SUMMARY

The dark respiration and production of dry matter in 7 ecotypes and one variety of alfalfa (*Medicago falcata* L.) have been studied for four years in field experiments. A highly negative correlation was found between the yield and the rates of oxygen uptake in mature organs of plants. The explanation for this relationship is presented and the potentiality of the respiration parameters as effective selection tool in introduction of wild plants is discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.734 : 551.782.13 (478.9)

© 1991 г.

А. Г. Штефырца

РОДЫ *CEDRELA* (*MELIACEAE*) И *SAPINDUS* (*SAPINDACEAE*) РАННЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЫ БУРСУКА (МОЛДОВА)

A. G. SHTEPHYRTZA. THE GENERA *CEDRELA* (*MELIACEAE*) AND *SAPINDUS* (*SAPINDACEAE*) OF THE EARLY SARMATIAN FLORA OF BURSUK (MOLDOVA)

Из раннесарматской флоры Бурсука описаны *Cedrela attica*, *C. iljinskiae* и *Sapindus cupanioides*, которые дополняют ранее известный состав флоры Бурсука.

Продолжая исследование отпечатков листьев флоры Бурсука, систематическое богатство которой наиболее полно обобщено в последних работах (Штефырца, 1989, 1990), мы обнаружили остатки растений двух новых для данной флоры родов: *Cedrela* и *Sapindus*.

Современные представители рода *Cedrela* — вечнозеленые или листопадные деревья с парноперистыми и непарноперистыми листьями. В настоящее время в роде насчитывается ок. 18 видов, распространенных в тропической Америке, Юго-Восточной Азии и Австралии (Шипчинский, 1958). До сих пор в ископаемом состоянии были известны 2 вида цедрелы: *C. attica* (Ung.) Palamarev et Petkova (= *C. sarmatica* Kovacs) и *C. caucasica* Kutuzk., из них наиболее часто во многих сарматских флорах встречался первый. Работы по ископаемым видам этого рода немногочисленны (Кутузкина, 1967; Ильинская, 1968; Тесленко, 1975; Паламарев, Петкова, 1987; Аваков, 1989).

Современные виды *Sapindus* — вечнозеленые или листопадные деревья. В роде ок. 15 видов, распространенных в тропиках Америки, Азии, на Филиппинских о-вах и частично в западной Африке (Замятин, 1958). В ископаемом состоянии по отпечаткам листочков в одновозрастных флорах на территории европейской части СССР описаны несколько видов (Пименова, 1954; Якубовская, 1955; Шварева, 1983). Много видов *Sapindus* было определено на Кавказе (Колаковский, 1973).

Описанные нами виды расширяют список их местонахождений и дополняют экологическое разнообразие лесных форм флоры Бурсука. Все 3 вида имеют близкие современные аналоги в Китае, а *S. cupanioides* обнаруживает сходство и с североамериканским *S. marginatus* Willd.

Ниже приводятся описания и изображения 3 видов: *Cedrela attica* (Ung.) Palamarev et Petkova, *C. iljinskiae* Stephyrtza sp. nov. и *Sapindus cupanioides* Ettingsh. В коллекции они представлены соответственно 1-, 5- и 6-м отпечатками листочков.

Все рисунки выполнены автором, фотографии — Г. И. Петровой.

Описываемый материал хранится в Ботаническом саду АН Республики Молдова в Кишиневе (КБС), кол. 1, 3, 11.

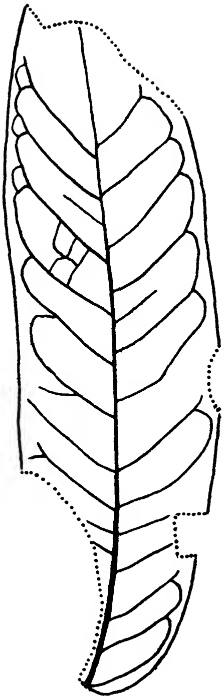


Рис. 1. *Cedrela attica*, отп. 182а, × 1.

Cedrela attica (Ung.) Palamarev et Petkova [1]
(рис. 1)

C. attica (Ung.) Palamarev et Petkova, 1987, Сарматската макрофлора: 119, табл. 31, фиг. 1—2, 6. — *Juglans attica* Ung. 1867, Fos. fl. v. Kumi: 78, pl. 14, fig. 11—12. — *C. sarmatica* Kovács, 1957, Földtany közlöny, 87, N 4, p. 440, tab. 23, fig. 9, textfig. 6; Ильинская, 1968, Неоген. фл. Закарпатской обл. УССР: 78, табл. 6, фиг. 1, табл. 11, фиг. 1—4; табл. 24, фиг. 7; табл. 26, фиг. 3—4; Шварева, 1989, Верхнебаден. фл. Залесцев: 72.

Лектотип: отпечаток листочка из нижнего миоцена (по: Паламарев, Петкова, 1987), Куми (Греция), изображенный в работе F. Unger (1867, pl. 14, fig. 12) под названием *Juglans attica* Ung.

Исследованные экземпляры. Кол. 3: 182а.

Вид представлен единственным неполным листочком без верхушки и левой половины основания (на ней лежит лист эвкоммии). Длина сохранившейся части — 10.3 см, ширина 3.1 см почти на всем протяжении. Листочек слегка серповидный, продолговатый с параллельными краями, основание округло-клиновидное, слегка асимметричное, верхушка постепенно суживающаяся. Край цельный. Главная жилка в основании 2 мм толщиной, начиная со второй трети постепенно кверху утончается. Вторичные жилки сохранились в числе 15 пар, они тонкие, частые, очередные, отходят от главной под углом 60—70° на расстоянии 0.6—0.9 см друг от друга, слегка дуговидные, соединяются друг с другом у края петлями. Одна из вторичных жилок раздваивается, верхняя ее ветвь соединяется со следующей вторичной, а нижняя — с другой между концами соседних жилок. Между вторичными жилками имеются тонкие вставочные жилки, короткие или более длинные, почти параллельные им; они соединяются с третичными жилками. Третичные жилки, более тонкие, чем вставочные, отходят перпендикулярно ко вторичным, обычно в середине интервала соединяются ломаными анастомозами, образуя 2 ряда крупных угловатых ячеек.

Листочек из Бурсука по величине и форме не отличается от лектотипа. Наиболее близкие современные виды по Паламареву и Петковой (1987) — *C. toona* Roxb., *C. ferruginea* Blume, *C. sinensis* Juss. (*Toona sinensis* Roem.), произрастающие в Юго-Восточной Азии.

Cedrela iljinskiae Stephyrtza sp. nov.
(табл. I, *1—6*; рис. 2, *1—3*)

Диагноз. Листочки с коротким черешочком, линейно-ланцетные с косым, асимметричным основанием.Верхушка острая с редкими зубцами по 2—3 на обеих сторонах пластинки. Вторичные жилки в числе 13—17 пар слегка дуговидные, большей частью соединяются угловатыми, тонкими анастомозами, а иногда идут прямо в зубцы. Между краевыми анастомозами и краем обычно имеется ряд мелких угловатых петель.

---

[1] Наиболее полная сводка данных по этому виду приведена в работе Е. Х. Паламарева и А. С. Петковой (1987).

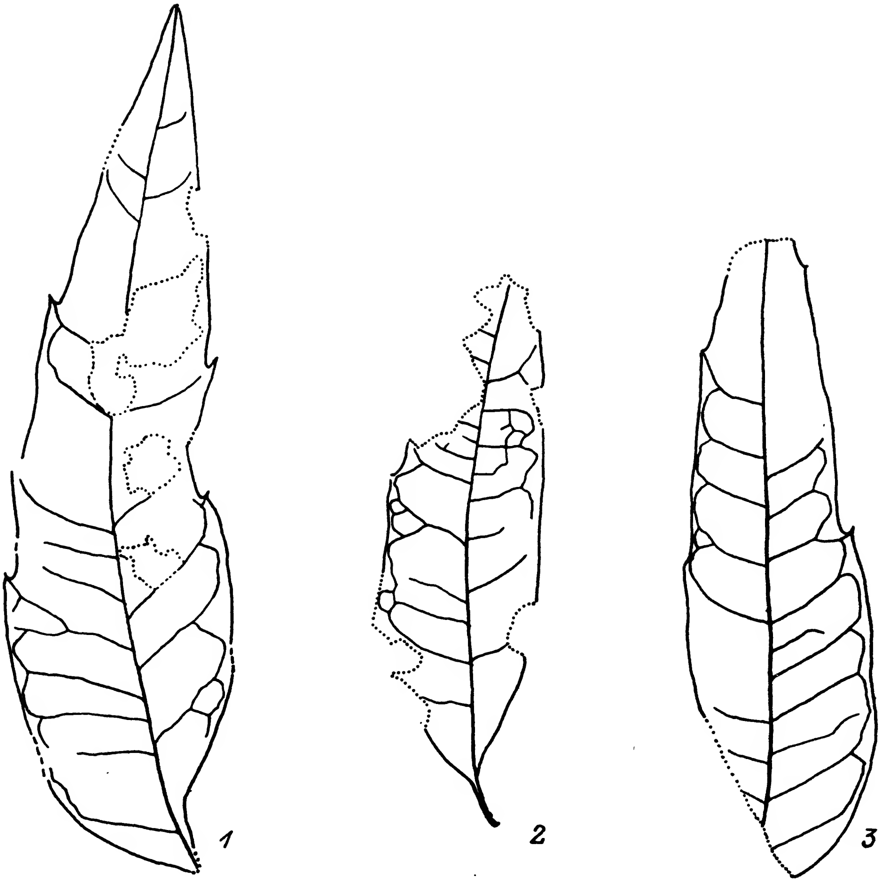


Рис. 2. *Cedrela iljinskiae.*
1 — отп. 701, × 2; *2* — отп. 699, × 3; *3* — отп. 700, × 2.8.

Голотип: листочек, образец 701, кол. 1, нижний сармат, с. Бурсук, хранится в Ботаническом саду АН Республики Молдова.

Исследованные экземпляры. Кол. 1 : 698—701; кол. 11 : 191.

Данный вид представлен остатками пяти листочков. Из них голотип (отп. 701, табл. I, *1*, *2*) почти полный. У отпечатка 191 отсутствует кончик верхушки, у отпечатка 700 — кончик верхушки и часть левой половины основания; отпечатки 698 и 699 менее полные, но зато на последнем сохранился черешочек 0.3 см дл. Листочки линейно-ланцетные от 4 до 7.3 см дл. и от 0.8 до 1.8 см шир., с наибольшей шириной в нижней части. Основание косое, асимметричное, округло-клиновидное, одна сторона пластинки узкая, короткая, обычно с низбегающим основанием, другая — шире, длиннее с округло-клиновидным основанием, слегка низбегающим на черешочек. Верхушка постепенно суживающаяся, острая, сохранилась только на голотипе. Зубцы мелкие, острые, по 2—3 по обе стороны пластинки, начинаются высоко от основания, расстояние между ними неодинаковое — от 1.2 до 2.3 см, иногда зубцы могут быть в форме небольшого уступа. Главная жилка тонкая, слегка серповидно изогнутая, к верхушке утончающаяся. Вторичные жилки обычно в числе 13 пар, а у голотипа не более 17, тонкие, очередные, отходят от главной под углом 75—85°, утончаются и угловатыми петлями соединяются друг с другом, некоторые проходят прямо в зубцы; реже вторичные жилки дихотомируют, и тогда верхняя ветвь идет в зубец, а другая угловатыми петлями соединяется с соседней жилкой. Местами развиты короткие промежуточные жилки, параллельные вторичным. Третичные жилки образуют крупные ячейки, жилки следующего порядка — более мелкие ячейки, в которых видны разветвленные альвеолы.

Описанный нами вид *Cedrela* отличается от ранее известных мелкими листочками, наличием зубцов, косым, асимметричным основанием и узкой верхушкой.

По общей форме листочков, их основания и верхушки зубцов, по редким вставочным жилкам и короткому черешочку *C. iljinskiae* наиболее близка к листочкам китайского *C. sinensis* Juss.

Бурсукские экземпляры отличаются от них мелкими размерами, более узкой пластинкой, постепенно суживающейся в узкий, острый кончик, и более редкими зубцами края. У современных листочков пластинка суживается лишь в верхней части в длинный оттянутый кончик и имеет бóльшее число зубцов. Край листочков бывает цельным или зубчатым. Зубцы острые или имеют вид уступов, причем по сравнению с видом из Бурсука они более частые, многочисленные.

C. sinensis (табл. I, *7*, *8*) — субтропическое листопадное дерево до 16 м выс., в настоящее время произрастающее в центральной и восточной частях Китая. По свидетельству Ch. W. Wang (1961), *C. sinensis* встречается в смешанных лиственных лесах Китая (Кутузкина, 1967).

SAPINDACEAE

Sapindus cupanioides Ettingsh.
(табл. II, *1—5*; рис. 3, *1—3*)

S. cupanioides Ettingsh. 1869, Foss. fl. v. Bilin, 3 : 25, tab. 47, fig. 3; Givulescu, 1957, Fl. pliocenă de la Cornițel : 73, tab. 12, fig. 2; Криштофович, Байковская, 1965, Сарматск. фл. Крынки : 106, табл. 30, фиг. 1—5; табл. 31, фиг. 1—3; табл. 32, фиг. 1, 2; табл. 38, фиг. 11; табл. 33; Штефырца, 1968, Материалы научн. конф. по итогам исслед. работ за 1967 : 51; Якубовская, Иосифова, 1968, Докл. АН СССР, 179, 6 : 1425, рис. 1 (7); Гохтуни, 1971, Тр. Ботан. ин-та АрмССР, 17 : 115, табл. 10, фиг. 5, 6; Якубовская, 1977, Миоцен Окско-Донской равнины : 110, табл. 8, фиг. 5; Штефырца, Негру, 1987, Флора и растительность : 65, рис. 1, фиг. 4; Palamarev, Kitanov, 1975, Phytology, 1 : 79, tab. 1, fig. 3; Аваков, 1979, Миоцен. фл. Меджуды : 62, табл. 20, фиг. 1, 2; Узнадзе, Цагарели, 1979, Сарматск. фл. ущелья р. Дзиндза : 78, табл. 24, фиг. 3; Штефырца, 1978, Тез. VI съезда ВБО : 367. — *Sapindus* L., Штефырца, 1989, Изв. АН МССР, 1 : 17. — *S. hazslinszkyi* auct. non Ettingsh.; Криштофович, 1914, Изв. Имп. Акад. наук, сер. 6, т. 8, № 9 : 594, табл., фиг. 9; Криштофович, 1931, Тр. ГРУ ВСНХ СССР, 98 : 5.

Тип: отпечаток листочка из нижнего миоцена Билины (Ettingshausen, 1869 : 25, tab. 47, fig. 3).

Исследованные экземпляры. Кол. 1 : 583—586, 847, 848.

В коллекции сохранились остатки 6 листочков данного вида. Из них почти полный отпечаток 584 (поврежден кончик верхушки и небольшой участок основания) (табл. II, *1*), а на отпечатке 583 сохранилось более $^2/_3$ (табл. II, *2*), остальные представляют собой остатки верхних или нижних частей листочка. На отпечатке 584 сохранился широкий продолговато-яйцевидный листочек 9.5 см дл. и 4.2 см шир., постепенно суженный к верхушке, с наибольшей шириной ниже середины, а на отпечатке 583 — несколько более узкий продолговато-яйцевидный листочек, с наибольшей шириной в средней части и почти параллельными сторонами, слегка асимметричный, вероятно, ок. 9.5 см дл. (сохранилось 7.5 см) и 3.7 см шир. Остатки на отпечатках 585 и 586 принадлежат

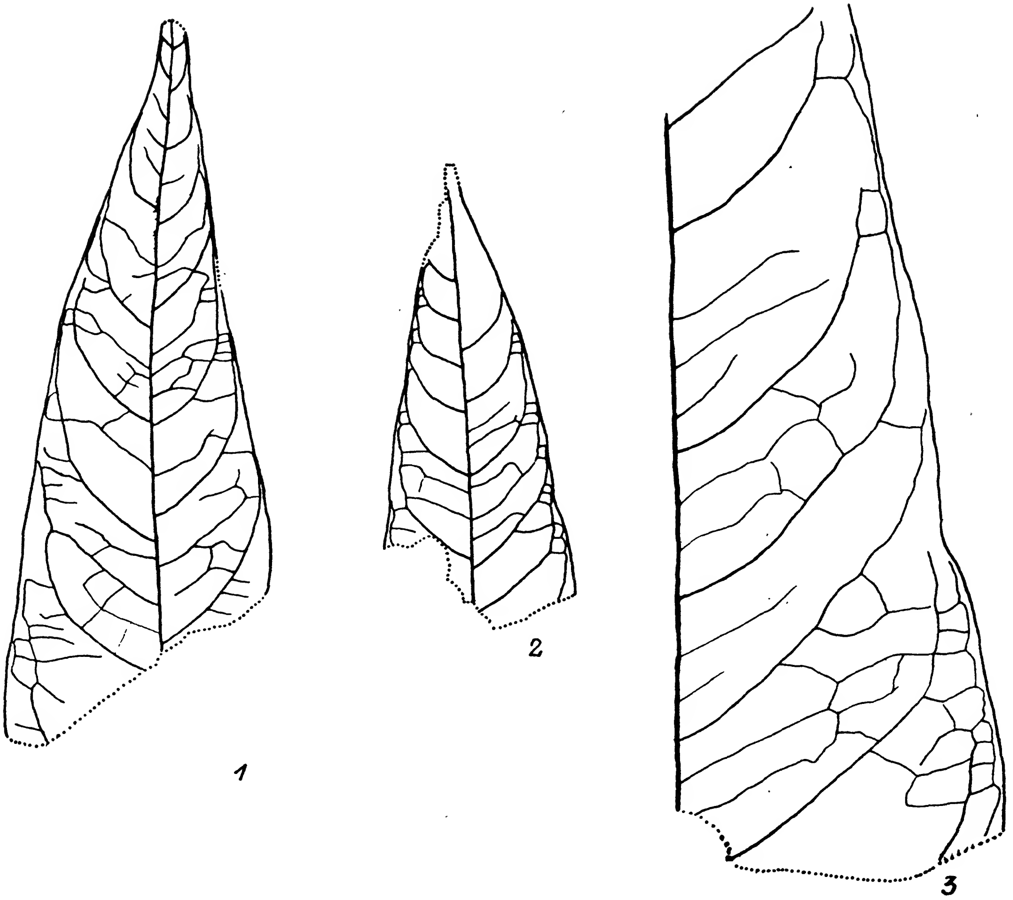


Рис. 3. *Sapindus cupanioides*.

1 — отп. 848, × 2; *2* — отп. 847, × 1; *3* — то же, фрагмент, × 3.

еще более узким листочкам и имеют сохранившиеся участки соответственно 3.1 см дл. и 1.8 см шир., и 4.1 см дл. и 2.6 см шир. (нижние участки), а представленные верхними участками (отпечатки 847 и 848) более широкие листочки 7.2 см дл. и 3.4 см шир., и 6.2 см дл. и 2.6 см шир. На последних хорошо выражена постепенно суживающаяся верхняя половина листочка с оттянутой в узкий кончик верхушкой и типичным жилкованием. Основание листочков ширококлиновидное, одна сторона пластинки более широкая и слегка закругленная, низбегает на черешочек, другая, более узкая, прикрепляется несколько выше; реже низбегают обе стороны. Верхушка постепенно суживается, оттянутая, заостренная (табл. II, *3*, *4*). Кончик полностью не сохранился ни на одном отпечатке. Край цельный. Главная жилка 1 мм толщ., слегка серповидно изогнутая, несколько утончается к верхушке. Вторичные жилки более или менее частые до 15 пар, в 3 раза и более тоньше главной, прямые или едва изогнутые, почти супротивные, реже очередные. Они отходят от главной под 55—65°, у края дугообразно загибаются кверху, истончаются и следуют параллельно краю, заканчиваясь серией убывающих петель. Или же вторичные жилки, не доходя до края, вильчато ветвятся, и верхнее ответвление скользит вдоль края, а нижнее образует крупную петлю. Между вторичными жилками в некоторых интервалах развиты более тонкие вставочные жилки, проходящие под бо́льшим углом, чем вторичные, и упирающиеся в третичные жилки или в дугу вторичных жилок.

Третичные жилки видны отчетливо, они образуют сеть из неправильных, большей частью вытянутых, более или менее параллельных вторичным жилкам ячеек, внутри которых расположены мелкие сплетения жилок следующих порядков.

Описываемые листочки по общей форме, по форме основания и характеру жилкования очень близки к таковым, описанным во флоре Крынки (Криштофович, Байковская, 1965), а от типа вида отличаются лишь слегка косым основанием.

Описываемые нами более крупные листочки обнаруживают наиболее близкое сходство с листочками современного *S. mucorossii* Gaertn., на что указывал еще А. Н. Криштофович (1931). Листочки из Бурсука особенно близки к листочкам, собранным из Центрального Китая и Японии, а более узкие — к листочкам североамериканского *S. marginatus* Willd.

S. mucorossii — вечнозеленое дерево до 15 м выс., произрастающее в лесах на сухих равнинах, встречается в центральном, восточном и южном Китае, включая острова Тайвань и Хайнань, в северном Вьетнаме и Лаосе, Бирме, Северной Индии; Непале, Корее (Замятин, 1958 : 514).

S. marginatus — также вечнозеленое небольшое дерево, встречающееся в Джорджии и Флориде, США (Sargent, 1922).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аваков Г. С. Миоценовая флора Меджуды. Тбилиси: Мецниереба, 1979. 106 с. — *Аваков Г. С.* Эоценовая флора Ахалцихе. Тбилиси: Мецниереба, 1989. 80 с. — *Гохтуни Н. Г.* Материалы к сарматской флоре Армении // Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР. 1971. Т. 17. С. 94—128. — *Замятин Б. Н. Sapindus* Juss. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 4. С. 511—516. — *Ильинская И. А.* Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 122 с. — *Колаковский А. А.* Каталог ископаемых растений Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1973. Ч. 1. С. 76. — *Криштофович А. Н.* Последние находки остатков сарматской и мэотической флоры на юге России // Изв. Имп. Акад. Наук. 1914. Сер. 6. Т. 8, полутом 1, № 9. С. 591—662. — *Криштофович А. Н.* Сарматская флора с р. Крынки // Тр. Геол.-развед. упр. ВСНХ СССР. 1931. Вып. 98. С. 1—27. — *Криштофович А. Н., Байковская Т. Н.* Сарматская флора Крынки. М.; Л.: Наука, 1965. 134 с. — *Кутузкина Е. Ф.* Род *Cedrela* в сарматских отложениях Краснодарского края // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 9. С. 1295—1299. — *Паламарев Е. Х., Петкова А. С.* Сарматската макрофлора. Фосилите на България. София: Изд-во Българск. АН, 1987. Т. 8. 181 с. — *Пименова Н. В.* Сарматская флора Амвросиевки // Тр. ин-та геол. наук. 1954. Вып. 8. 97 с. — *Тесленко Ю. В.* Новые растения миоценовой флоры восточного Донбасса // Палеонтолог. сб. 1975. № 12. С. 137—141. — *Узнадзе М. Д., Цагарели Е. А.* Сарматская флора ущелья реки Дзиндза. Тбилиси: Мецниереба, 1979. 126 с. — *Шварева Н. Я.* Миоценовая флора Предкарпатья. Киев: Наук. думка, 1983. 160 с. — *Шварева Н. Я.* Верхнебаденская флора Залесцев. Киев: Наук. думка, 1989. 75 с. — *Шипчинский Н. В. Meliaceae* Vent. // Деревья и кустарники СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 4. С. 263—267. — *Штефырца А. Г.* Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука // Тез. VI делег. съезда ВБО. Л.: Наука, 1979. С. 366—367. — *Штефырца А. Г.* Раннесарматская флора Бурсука, степень ее изученности и характерные особенности (по результатам исследования отпечатков листьев) // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1989. № 1. С. 17—19. — *Штефырца А. Г. Fagaceae* и *Aquifoliaceae* раннесарматской флоры Бурсука (Молдавия) // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1442—1449. — *Штефырца А. Г., Негру А. Г.* О сарматской флоре с. Бравичи в Молдавии // Флора и растительность. Кишинев: Штиинца, 1987. С. 50—69. — *Якубовская Т. А.* Сарматская флора Молдавской ССР // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1955. Сер. 1. Вып. 11. С. 7—108. — *Якубовская Т. А.* Миоценовая флора Окско-Донской равнины по отпечаткам листьев // Миоцен Окско-Донской равнины. М.: Недра, 1977. С. 85—113. — *Якубовская Т. А., Иосифова Ю. И.* К миоценовой флоре Окско-Донской равнины // Докл. АН СССР. 1968. Т. 179, № 6. С. 1424—1428. — *Ettingshausen C.* Fossile Flora des Tertiärbeckens von Bilin. 1869. Bd 3. 110 s. — *Givulescu R.* Flora pliocenă de la Cornițel // Ed. Acad. republ. populare Romîne. 1957. P. 5—113. — *Palamarev E., Kitanov G.* Beitrag zur

Kenntnis der Tertiarflora Bulgarieens — neue Pflanzenfossilien aus dem Plozän // Phytology I. 1975. S. 76—81. — *Sargent Ch.* Manual of the trees of North America. London: Constable et C° Limited, 1922. 910 p. — *Unger F.* Die fossile Flora von Kumi auf der Insel Euboea // Denskschr. Ak. Wiss., math.-naturwiss. Cl. 1867. Bd 27. S. 1—66. — *Wang Ch. W.* The forests of China. Cambridge: Mass. Harward Univ., 1961. 313 p.

Ботанический сад АН Республики Молдова
Кишинев

Получено 16 XI 1990

УДК 581.331.2 : 582.948.2

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 9

Е. А. Земскова, Т. Н. Попова

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РОДА *ONOSMA* (*BORAGINACEAE*)

E. A. ZEMSKOVA, T. N. POPOVA. The palynomorphological investigation of the genus *Onosma* (*Boraginaceae*)

Изучены на световом (СМ) и сканирующем электронном (СЭМ) микроскопах пыльцевые зерна 51 вида рода *Onosma*, относящегося к 4 секциям. Для 27 видов данные СМ приводятся впервые. На СЭМ впервые изучена поверхность экзины 50 видов. Выявлено 5 типов поверхности: бугорчатая, неравно-бугорчатая, бугорчато-перфорированная, складчато-бугорчатая, шиповатая. Группы видов с общими палиноморфологическими характеристиками сопоставлены с подразделениями рода на группы (greges) (Попов, 1950, 1951).

До настоящего времени морфология пыльцы рода *Onosma* L. изучена почти исключительно с помощью светового микроскопа (Аветисян, 1956; Мехакян, 1983), характеристика пыльцевых зерен отдельных видов имеется в работах некоторых исследователей (Teppner, 1988; Попова, Земскова, 1990). А. К. Мехакян (1983) сделала попытку проследить соответствие данных палинологии секциям рода, принятым H. Riedl (1978). На основании изучения 40 видов рода *Onosma* (7 из них были ранее изучены Е. М. Аветисян) ею были выявлены различия пыльцевых зерен разных видов по форме, размерам и характеру соединения концов борозд. По предположению Мехакян, в пределах рода *Onosma* пыльца сплющенно-сфероидальной формы (секция *Protonosma* M. Pop.) и с несросшимися концами борозд (секции *Protonosma* и *Podonosma* (Boiss.) Guerke) является первичной. Ею установлено, что пыльцевые зерна видов наиболее обширной секции *Onosma* широко- или удлиненно-яйцевидные или грушевидные, с соединяющимися концами борозд и короткими или длинными орами.

Различия по палинологическим признакам не были сопоставлены с различиями по признакам внешней морфологии видов в пределах секции *Onosma*; последние перечисляются автором в алфавитном порядке без указания групп родства.

М. Г. Попов (1950, 1951) пытался установить группы родства (greges) видов оносмы, учитывая морфологические признаки и особенности географического распространения.

Целью настоящей работы было изучение морфологии пыльцевых зерен видов различных групп родства *Onosma* для выяснения возможности использования палинологических данных для систематики этого трудного рода. Нами изучены на СМ и СЭМ пыльцевые зерна 51 вида рода *Onosma*, которые относятся к 4 секциям (см. таблицу): *Podonosma* — 1 вид, *Protonosma* — 4, *Onosma* — 44, *Aponosma* DC. — 2 вида. H. Riedl (1978) включает последнюю секцию в подсекцию *Haplotrichae* (Boiss.) Guerke типовой секции, но поскольку система рода *Onosma* еще недостаточно разработана, мы ее принимаем как самостоятельную (Попова, Земскова, 1985).

Для 27 видов впервые дается палиноморфологическая характеристика по результатам изучения на СМ. Изучена скульптура экзины всех 51 видов, для 50 из них описания даются впервые по результатам изучения на СЭМ. Методика исследований описана ранее (Попова, Земскова, 1990). Материалом для исследования была пыльца образцов из коллекции Гербария Ботанического института АН СССР (LE).

Результаты изучения

Пыльцевые зерна изученных видов меридионально-3-бороздно-оровые (4-бороздно-оровые пыльцевые зерна были обнаружены Мехакян (1983) у одного экземпляра *O. gehardica* T. N. Pop., предположительно полиплоидного вида). Преобладают пыльцевые зерна грушевидной, широко- или удлиненно-яйцевидной формы, реже эллипсоидальные (*O. liwanowii, O. brevipilosa*), у некоторых видов округло-овальные (*O. atrocyanea, O. zerizamina*) (табл. I, *1*), сферические (*O. maracandica, O. potaninii*) (табл. II, *1*, *2*), широкоэллипсоидальные (*O. exserta*) (табл. I, *2*), коконообразные (*O. emodi*) (табл. I, *3*) и переходные от грушевидных к коконообразным (*O. graeca*) (табл. I, *6*), а также широкогрушевидные (*O. obtusifolia*) (табл. II, *5*). Пыльцевые зерна всех изученных видов мелкие: полярная ось от 12.6—14 мкм у *O. orientalis* до 19.4—23.0 мкм у *O. iricolor*, экваториальный диаметр в узкой и широкой частях пыльцевого зерна от 8.2×9.8—10.2×11.9 мкм у *O. orientalis* до 15.4×9.6—16.8×11.2 мкм у *O. iricolor* (см. таблицу).

Оры вытянуты по экватору, с заостренными концами, реже эллипсоидальные, от 7.0—8.6 у мелких пыльцевых зерен до 12.6—14.0 мкм дл. у более крупных. В случаях широко- и узкояйцевидной и широкогрушевидной и грушевидной форм оры располагаются на экваторе в широкой части пыльцевого зерна, в центре борозды. Борозды обычно узкие, длинные, иногда заостренные на концах, реже короткие, широкие (*O. maracandica, O. sieheana, O. liwanovii*), иногда простираются до дистального полюса (*O. brevifolia, O. obtusifolia*). Концы борозд смыкаются на проксимальном полюсе, реже свободные (*O. orientalis, O. potaninii, O. maracandica* и др.).

Аветисян (1956) при описании пыльцевых зерен 15 видов *Onosma* указала виды, у которых борозды соединены на широком конце зерна: *O. baldshuanica* Lipsky, *O. caucasica, O. leucocarpa* M. Pop., *O. polyphylla, O. tinctoria, O. echioides, O. gracilis, O. tenuiflora* Willd. (= *O. rupestris* Bieb.), *O. taurica* Pall. ex Willd. По ключу для определения видов по пыльцевым зернам, составленному ею для этого рода, борозды не соединяются на широком конце зерна у *O. atrocyanea, O. brevipilosa, O. liwanowii, O. arenaria, O. barsczewskii* Lipsky. Из этих видов Мехакян (1983) изучена пыльца *O. arenaria*, борозды которой ею охарактеризованы как соединяющиеся, что подтвердилось и в наших исследованиях. По схеме, представленной Мехакян, только у видов секций *Protonosma* и *Podonosma* пыльцевые зерна имеют борозды, не соединяющиеся на расширенной части пыльцевого зерна, а секция *Onosma* объединяет виды, у которых борозды соединяются на расширенной части зерна. По нашим данным, 4 вида из секции *Onosma*: *O. atrocyanea, O. maracandica, O. brevipilosa, O. zerizamina* имеют пыльцевые зерна с несоединяющимися на широком полюсе концами борозд. Таким образом, данные Аветисян в отношении *O. atrocyanea* и *O. brevipilosa* подтверждаются нашими исследованиями.

Поверхность экзины большинства изученных ею видов *Onosma* Аветисян (1956) охарактеризовала как мелкоямчатую, а у *O. brevipilosa, O. baldshuanica, O. liwanowii, O. tinctoria* — как гладкую. Мехакян (1983) с помощью СЭМ изучила ультраскульптуру пыльцевых зерен *O. sericea* Willd., ею установлена бугорчатая скульптура поверхности экзины и мембраны борозд.

Для изученных нами видов рода *Onosma* установлено 5 типов поверхности экзины.

I. Бугорчатая. Наблюдается у большинства видов, характерна для представителей всех 4 секций. Бугорки равномерно распределены по поверхности, реже более плотно в области экватора (*O. brevifolia, O. transrhymnensis, O. graeca*) (табл. I, *5*, *6*) или в узкой части грушевидного пыльцевого зерна (*O. macrochaeta*).

II. Неравнобугорчатая. Обнаружена у 2 видов: *O. exserta* (секция *Protonosma*) и *O. zerizamina* (секция *Onosma,* подсекция *Haplotrichae*). Поверхность образуют отдельные участки неодинакового размера, на которых располагаются бугорки. Эти участки отделены друг от друга ямками (табл. I, *4*).

III. Бугорчато-перфорированная. Отмечена у 5 видов секции *Onosma* подсекции *Haplotrichae*: *O. atrocyanea, O. maracandica, O. liwanowii, O. aleppica* Boiss., *O. gmelinii* Ledeb. Поверхность бугорчатая с равномерно распределенными по ней перфорациями (табл. II, *3*).

IV. Складчато-бугорчатая. Встречена только у одного вида *O. potaninii* (секция *Protonosma*). Поверхность образована складками, края которых извилисты (табл. II, *4*).

V. Шиповатая. Наблюдается у *O. tricerosperma* (секция *Onosma,* подсекция *Haplotrichae*) (табл. II, *6*). Поверхность образована шипами 0.4 мкм выс. Мембрана борозд у видов с поверхностью экзины I—IV типов также бугорчатая, но бугорки более крупные.

Секция *Podonosma.* Единственный изученный вид *O. orientalis* с наиболее мелкими в роде широкояйцевидными пыльцевыми зернами. Характеризуется не соединяющимися концами борозд на широком полюсе зерна.

Секция *Protonosma.* Изучены 4 вида: *O. exserta, O. potaninii, O. paniculata* (Китай) и *O. emodi* (Непал, Восточные Гималаи). У первых 2 видов концы борозд не соединяются на широком полюсе зерна, как и у *O. orientalis* (секция *Podonosma*). По форме пыльцевых зерен (широкоэллипсоидальной и сферической) и по скульптуре поверхности экзины (складчато-бугорчатая у *O. potaninii,* неравнобугорчатая у *O. exserta*) эти 2 вида хорошо обособляются от других видов оносмы. Пыльца *O. emodi* отличается от всех исследованных видов рода коконообразной формой зерен, приближаясь по этому признаку к некоторым родам из трибы *Lithospermeae* DC. (*Lithospermum* L., *Arnebia* Forsk., *Alkanna* Tausch.). Были попытки выделить этот и близкие ему виды в качестве самостоятельного рода *Maharanga* DC. (Decandolle, 1846; Попов, 1950) по наличию спайнолепестной чашечки, особенностям морфологии венчика. Пыльцевые зерна *O. paniculata* широкояйцевидной формы, более мелкие. Мехакян (1983) изучила пыльцу одного представителя этой секции — *O. rostellata* Lehm. (Северный и Западный Иран). Зерна были сжато сфероидальной формы и имели не соединяющиеся борозды.

Секция *Aponosma.* Изучены пыльцевые зерна *O. sericea* и *O. nemoricola,* которые оказались принадлежащими к наиболее обычному в пределах секции *Onosma* типу пыльцевых зерен грушевидной формы, небольших размеров, с бугорчатой экзиной и соединяющимися концами борозд.

Секция *Onosma.* Изучено 44 вида секции, из них 31 относится к подсекции *Haplotrichae,* а остальные — к типовой подсекции. Подсекция *Haplotrichae,* наиболее гетерогенная и обширная в роде *Onosma,* разделена Поповым (1950, 1951) на 25 агрегатов (greges). Разнообразию макроморфологических признаков видов соответствуют и различия микроморфологических признаков пыльцевых зерен.

Большинство видов этой подсекции, как уже указывалось, имеют пыльцевые зерна с бороздами, соединяющимися на широком полюсе. Нами выявлено 4 вида этой подсекции, имеющих пыльцевые зерна с несоединяющимися на широком полюсе концами борозд. Эти виды: *O. atrocyanea, O. maracandica, O. brevipilosa, O. zerizamina.* Два первых из них относятся к одной группе

Сравнительно-морфологическая характеристика пыльцевых зерен видов рода *Onosma* (тип апертур — 3-бороздно-оровые)

Название вида	Форма пыльцевого зерна	Экваториальный диаметр в широкой и узкой частях пыльцевого зерна, мкм	Длина полярной оси, мкм	Толщина экзины, мкм	Длина борозды, мкм	Ширина оры, мкм	Длина оры, мкм	Скульптура экзины	Исследованные образцы
Sect. *Podonosma* (Boiss.) Guerke									
O. orientalis (L.) L.	Широко-яйцевидная	11.9×10.2—9.8×8.2	12.6—14.0	1.0	8.4—9.8	2.1—2.8	7.0—8.6	Бугорчатая	Transjordania, Wadi Ram, 13 IV 1945, N 8984, P. H. Davis
Sect. *Protonosma* M. Pop.									
O. emodi N. W. Wall	Коконообразная	10.4×6.4	12.6—16.0	0.8	6.4—8.0	2.4—3.2	4.5—6.4	»	India, Kuari Pass, 10 IX 1985, N 4231, C. F. Duthie
O. exserta Hemsl.	Широко-эллипсоидальная	12.8—14.0	16.0—17.0	0.9	12.8—14.4	4.8—5.6	8.0—8.8	Неравно-бугорчатая	China, Yunnan, N 9334, A. Henry
O. paniculata Bureau et Franch.	Широко-яйцевидная	12.8×8.0—14.4×9.6	12.5—13.6	0.9	6.2—8.7	3.7—4.3	5.0—7.5	Бугорчатая	China, Yunnan, 1904, E. Maire
O. potaninii M. Pop.	Округло-овальная	15.4—16.8	16.8—19.6	0.9	14.0—16.8	4.2—5.6	8.4—9.8	Складчато-бугорчатая	China borealis, Kansu occidentalis, Poiho, 14 VII 1885, G. N. Potanin
Sect. *Aponosma* A. DC.									
O. nemoricola Hausskn. et Bornm. ex Bornm.	Грушевидная	8.5×6.4—11.0×9.6	16.2—18.0	0.9	11.2—12.8	2.5—3.1	7.5—5.6	Бугорчатая	Iraq, Kurdistania, Erbil, m. Kuhsefin, 14 V 1893, N 1609, J. Bornmüller
O. sericea Willd.	»	11.2×6.4—12.8×8.0	14.4—16.0	0.8	8.0—9.6	2.4—3.2	6.4—8.0	»	Грузия, Боржоми, 1888, И. Акинфиев

Sect. *Onosma*									
subsect. *Haplotrichae* (Boiss.) Guerke									
Grex *Suffruticosae* M. Pop. *O. polyphylla* Ledeb.	»	12.5×8.8—13.7×9.6	16.2—17.5	0.9	10.0—11.2	2.5—3.1	7.5—8.7	»	Крым, Бахчисарайский р-н, окр. разв. Мангуп-Кале, 18 V 1984, № 624, Д. Гельтман
O. fruticosa Sibth. et Sm.	»	10.0×6.4—11.5×7.0	13.7—15.0	0.8	8.7—10.0	2.5—3.1	6.2—7.5	»	Cyprus, M. Pentedactylos, 4 V 1880, N 108, Sintenis et Rigo
O. tanaitica Klok.	Удлиненно-яйцевидная	12.8×8.0—14.4×9.6	16.0—17.6	0.8	10.0—12.5	2.5—3.1	8.7—10.0	»	Украина, Донецкая обл., с. Богородичное, 14 V 1983, № 12, Л. Иванина
O. simplicissima L.	»	11.2×8.0—12.8×9.6	14.4—16.0	0.8	14.4—16.8	3.6—4.3	6—7.5	»	Вост. Казахстан, окр. г. Усть-Каменогорска, правый берег р. Иртыш, С. Гудошников
O. cappadocica Siehe ex H. Riedl	Широко-яйцевидная	12.5×9.6—13.7×11.2	15.0—16.0	1.0	8.7—10.0	2.5—3.7	8.7—10.0	»	(Турция) Mersina, Kasmuntli Dagh, an Felsen 1800 m, VII 1907, N 107, W. Siehe
Grex *Stepposae* M. Pop.									
O. tinctoria Bieb.	Грушевидная	15.4×12.8—16.8×14.4	21.0—22.4	1.0	12.6—11.2	2.8—3.5	9.8—11.2	»	Саратовская обл., Саратовский р-н, станица Кураево, 14 VI 1964, В. Царева

ТАБЛИЦА (*продолжение*)

Название вида	Форма пыльцевого зерна	Экваториальный диаметр в широкой и узкой частях пыльцевого зерна, мкм	Длина полярной оси, мкм	Толщина экзины, мкм	Длина борозды, мкм	Ширина оры, мкм	Длина оры, мкм	Скульптура экзины	Исследованные образцы
O. pseudotinctoria Klok.	Грушевидная	11.2×8.4—14.4×9.8	17.6—19.2	0.9	11.2—14.4	3.2—4.0	8.0—11.2	Бугорчатая	Херсонская обл., Голопристанский р-н, Черноморский заповедник, 22 VI 1983, Д. Гельтман и др.
O. iricolor Klok.	»	15.4×9.6—16.8×11.2	19.4—23.8	1.0	12.6—14.0	2.8—3.5	9.8—12.6	»	Оренбургская обл., Сарак-ташский р-н, с. Беляевка, р. Урал, 2 VII 1964, № 131, В. Виноградова
O. arenaria Waldst. et Kit.	»	12.6×6.4—14.4×8.0	16.0—19.2	1.0	8.4—9.6	2.4—3.2	6.4—8.0	»	(Венгрия) m. Feke-tehegyek inter pag Budakeszi, 14 VI 1936, S. Javorka
O. graeca Boiss.	Переходная от грушевидной к коконообразной	11.2×9.6—12.8×11.2	16.0—17.6	1.0	11.2—14.4	2.0—3.2	6.4—9.6	»	(О-в Крит) Creta, Cap Maleca, VI 1821, Sieber
O. transrhymnensis Klok. ex M. Pop.	Грушевидная	13.6×8.0—16.8×9.6	16.0—17.6	1.0	9.6—11.2	2.4—3.2	8.0—9.6	»	Монголия, Убсунурский аймак, к сев.-вост. от Барун-Туруна, 13 VI 1978, № 208, З. Карамышева, И. Сумерина
Grex *Praemontanae* M. Pop.									
O. setosa Ledeb.	»	13.6×9.6—14.4×10.4	16.0—18.4	0.9	9.6—11.2	2.4—3.2	8.0—9.6	»	Astrachan, Ledebour

O. armeniaca Klok. ex M. Pop	»	14.4×8.0—16.0×9.8	17.6—19.2	0.9	8.0—11.2	3.2—4.0	6.4—8.0	»	АрмССР, Спитакский р-н, долина р. Памбак, ниже г. Спитака, 1 VII 1960, № 658, Н. Цвелев, С. Черепанов
O. macrochaeta Klok. et Dobrocz.	»	12.6×7.0—14.0×8.4	16.8—18.2	1.0	5.6—8.4	2.8—3.5	5.6—7.0	»	(Украина) Б. Екатеринославская губ., Верхнеднепровский уезд, ст. Вечерний кут, 12 VI 1894, Ф. Алексеенко
O. visianii G. C. Clementi	»	14.4×9.6—11.2×16.0	16.0—17.6	1.0	9.6—11.2	3.2—4.0	8.0—9.6	»	Austria inferior, Möling, 1415, Jauner-sdorfer et Wo-loszczak
O. microcarpa Stev. ex DC.	»	13.6×6.4—14.4×8.0	16.0—17.6	0.9	11.2—12.8	2.8—3.2	8.4—9.8	»	Caucasus, Helenendorf, 1825, R. Hohenacker
O. tricerosperma Lag. subsp. *hispanica* (Degen et Herbier) P. W. Ball	»	11.2×6.4—12.8×8.0	16.0—17.6	1.0	6.4—9.6	2.4—3.2	6.4—8.0	Шиповатая	(Испания) Soria, Berlanga, VII 1974, NN 5, 140, 9, A. Segura Zubizarreta
O. obtusifolia Hausskn. et Sint. ex H. Riedl	Широкогрушевидная	16.0×8.0—16.8×8.8	16.8—18.4	1.0	9.6—12.8	3.2—4.8	8.0—9.6	Бугорчатая	(Турция) Armenia Turcica, Szandschak Gümüschkhane, Moaldas, 20 VI 1894, N 6000, P. Sintenis
Grex *Praehimalaicae* M. Pop.									
O. atrocyanea Franch.	Округло-овальная	16.0—17.6	19.2—20.8	0.9	14.4—12.8	4.0—4.8	11.2—14.4	Бугорчато-перфорированная	Таджикистан, центр. часть хр. Сурх, близ пер. Сурхо, 24 VII 1969, Р. Камелин и др.

ТАБЛИЦА (*продолжение*)

Название вида	Форма пыльцевого зерна	Экваториальный диаметр в широкой и узкой частях пыльцевого зерна, мкм	Длина полярной оси, мкм	Толщина экзины, мкм	Длина борозды, мкм	Ширина оры, мкм	Длина оры, мкм	Скульптура экзины	Исследованные образцы
O. maracandica Zak.	Округло-овальная	16.6—17.6	20.8—22.4	1.0	14.4—17.6	4.8—3.2	8.0—11.2	Бугорчато-перфорированная	Зап. часть Зеравшанского хр., хр. Каратепа, Агалык, 30 V 1986, № 10, Р. Казанбаев, И. Левичев
Grex *Tianschanicae* M. Pop.									
O. gmelinii Ledeb.	Широкояйцевидная	11.2×6.4—12.8×8.0	14.4—16.0	0.9	9.6—12.8	3.2—4.8	6.4—8.0	»	Thianschan, fl. Scharysu, 7-8000, 1878, A. Regel
Grex *Praepamiricae* M. Pop.									
O. zerizamina Lipsky	Округло-овальная	12.8—16.0	16.0—19.2	1.2	11.2—12.8	3.2—5.6	9.6—11.2	Неравнобугорчатая	ТаджССР, хр. Петра I, напротив Хаита, сай Нушор, 13 VI 1963, № 2528, Т. Стрижова
Grex *Atropatano-Luristanae* M. Pop.									
O. asperrima Bornm.	Грушевидная	11.2×8.0—13.6×9.0	16.0—17.6	1.0	9.6—11.2	3.2—4.0	8.0—9.6	Бугорчатая	(Иран) Persia austro-orient., prov. Kerman, m. Kuh Dshupar, 10 IV 1892, N 3926, J. Bornmüller

O. gracilis Trautv.	Широкояйцевидная	10.4×9.0—15.4×14.0	16.8—18.2	0.8	12.6—15.4	2.8—3.5	8.4—9.8	»	АзербССР, Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, с. Keляны, 30 V 1947, А. Гроссгейм и др.
Grex *Ferganicae* M. Pop.									
O. brevipilosa Schischk. ex M. Pop.	Эллипсоидальная	12.8×14.4	16.0—17.6	0.9	12.8—14.4	3.2—4.8	8.0—9.6	»	Киргизия, Джалалабадский р-н, Ферганский р-н, 10 VII 1945, № 138, Ан. Федоров, Е. Ильина
Grex *Oxicae* M. Pop.									
O. liwanowii M. Pop.	»	12.8×8.0—14.4×9.6	16.0—17.6	0.8	9.6—11.2	2.4—3.2	6.4—9.6	Бугорчато-перфорированная	Южн. Таджикистан, горы Актау, Акбулак, 25 V 1959, № 135, В. Бочанцев, С. Юнусов
Grex *Perso-aleppicae* M. Pop.									
O. aleppica Boiss.	Широкояйцевидная	15.4×9.6—16.8×11.2	18.0—18.2	0.8	11.2—12.6	2.8—4.2	9.8—11.2	»	(Сирия) Antiliban ad Zebedani, 27 VI 1897, N 1152, J. Bornmüller
O. bulbotricha DC.	»	11.2×6.4—14.4×6.4	12.8—14.4	0.9	9.6—11.2	2.4—3.2	5.6—8.0	Бугорчатая	(Иран) Азербайджан, Магал с. Ичке-су, V 1916, №№ 100 16, А. Шел ковников, Н Шипчинский

ТАБЛИЦА (*продолжение*)

Название вида	Форма пыльцевого зерна	Экваториальный диаметр в широкой и узкой частях пыльцевого зерна, мкм	Длина полярной оси, мкм	Толщина экзины, мкм	Длина борозды, мкм	Ширина оры, мкм	Длина оры, мкм	Скульптура экзины	Исследованные образцы
O. elwendica Wettst.	Широкояйцевидная	12.8×6.4—14.4×9.6	14.4—16.0	0.9	8.0—9.6	2.8—3.2	8.0—9.6	Бугорчатая	(Иран), Азербайджан, Урмийское оз., Даналу, 10 V 1916, № 146, А. Шелковников, Н. Шипчинский
O. trachytricha Boiss.	Грушевидная	12.8×6.4—13.6×8.0	17.6—19.2	1.0	9.6—11.2	2.4—3.2	6.4—8.0	»	Turkey, prov. Diyarbakyr, Ergani, 2 VI 1957, N 29 056, P. Davis, I. Hedge
Subsect. *Onosma*									
Grex *Stellulatae* M. Pop.									
O. caucasica Levin ex M. Pop.	»	15.2×8.4—16.0×9.6	17.6—19.2	0.9	12.6—14.0	3.2—4.8	6.4—8.0	»	КБ АССР, Приэльбрусье, Баксанский р-н, ущелье Герикчат, 20 VI 1981, С. Шхагапсоев
O. levinii T. N. Pop.	»	11.2×6.4—12.8×8.0	14.4—16.8	1.0	9.6—11.7	2.4—3.2	6.4—8.0	»	Азербайджан, Шемаха, Ф. Алексеенко
O. lucana Lacaita	»	14.4×9.6—16.0×11.2	16.0—17.6	1.2	11.2—12.0	2.4—3.2	6.4—9.6	»	Italia, Luconia-Piltrepertosa, 28 V 1927, O. Gavioli
O. erecta Sibth. (*O. laconica* Boiss. et Orph.)	»	12.0×8.0—11.2×6.4	14.4—16.0	1.0	8.0—9.6	2.4—3.2	6.4—8.0	»	(Греция) Maleus Laconiae, pr. Hajos Joannis, IV—V 1857, N 860, T. Orphanides

O. brevifolia DC. ex Boiss.	Широко-яйцевидная	15.4×9.6—16.8×11.2	16.1—17.5	1.0	12.6—14.0	2.8—4.2	9.8—11.2	»	(Турция) Caria, 1843, C. Pinard
O. echioides L.	Грушевидная	11.2×6.4—12.5×8.0	13.7—15.0	0.8	8.7—10.0	2.5—3.1	5.0—7.5	»	Italia, Venetus, prov. de Verona, N 939, G. Rigo
O. sieheana Hayek	»	12.0×7.2—12.8×8.0	16.0—17.6	0.9	8.0—9.6	2.4—3.2	7.2—8.0	»	(Турция) Mersina, Steppen bei Korasch, 1911, N 153, W. Siehe
O. zangezura T. N. Pop.	Широко-яйцевидная	12.6×8.4—14.0×9.8	15.4—16.8	0.8	11.2—12.6	2.8—3.5	9.8—11.2	»	Закавказье, Нахичеванская АССР, Ордубадский р-н, гора Чаккал-даг, 28 VII 1983, А. Буданцев
Grex *Giganteae* M. Pop.									
O. gigantea Lam.	Грушевидная	11.8×7.6 13.0×9.5	17.6—19.0	1.0	9.8—12.6	2.4—3.2	4.8—6.4	»	(Турция) m. Bulghar-Dagh, Tarsus, 8 VI 1859, Th. Kotschy
O. auriculata Auch. ex DC.	»	11.2×6.4 13.6×8.0	14.5—16.0	1.0	9.6—11.2	2.4—3.2	6.4—8.0	»	(Ирак) Mesopotamia, ad Mosul seu Ninivam, 1842, N 2313, Aucher-Eloy
Grex *Luristanicae* M. Pop.									
O. dasytricha Boiss.	Широко-яйцевидная	12.8×6.4—15.2×9.6	16.8—17.6	0.8	9.6—12.0	2.4—3.2	8.0—9.6	»	(Иран) Kaserun, III 1842, N 146, Th. Kotschy

ТАБЛИЦА (*продолжение*)

Название вида	Форма пыльцевого зерна	Экваториальный диаметр в широкой и узкой частях пыльцевого зерна, мкм	Длина полярной оси, мкм	Толщина экзины, мкм	Длина борозды, мкм	Ширина оры, мкм	Длина оры, мкм	Скульптура экзины	Исследованные образцы
Grex *Euxinae* M. Pop.									
Q. ambigens Lacaita	Грушевидная	12.0×8.0—12.8×9.0	14.4—17.6	1.0	8.0—9.6	2.4—3.2	8.0—9.6	Бугорчатая	(Турция) Amasia, Geldinghiar, 15 V 1889, N 768, J. Bornmüller
O. bornmuelleri Hausskn.	»	12.0×8.0—11.2×6.4	14.4—15.2	1.0	8.0—9.6	3.2—4.0	6.4—8.0	»	(Турция) Cilicia bei Ertschal, V 1911, N 151, W. Siehe
Grex *Ottomanae* M. Pop.									
O. albo-rosea Fisch. et C. A. Mey	»	11.2×6.4—9.2×8.0	11.2—12.5	0.8	6.2—7.5	2.0—3.2	5.6—7.0	»	(Турция) Amasia, 15 IV 1889, N 13, J. Bornmüller

Praehimalaicae M. Pop., их пыльцевые зерна имеют одинаковую бугорчато-перфорированную поверхность экзины и сходны по форме, но у *O. maracandica* более правильная сферическая форма. Таким образом, для видов этой группы палиноморфологические признаки специфичны. У *O. zerizamina,* отнесенной Поповым (1950) в особую группу *Praepamiricae* M. Pop., поверхность экзины неравнобугорчатая, форма зерна овально-округлая. Сходную морфологию пыльцевых зерен имеет *O. brevipilosa,* но он отнесен последним к другой группе — *Ferganicae* M. Pop.

Ранее нами (Попова, Земскова, 1990) была сделана попытка проанализировать виды группы *Suffruticosae* M. Pop., рассмотрев также и палиноморфологические признаки. Для видов этой группы не было выявлено специфических палиноморфологических особенностей. Поверхность экзины входящих в нее видов, как и у большинства видов секции, бугорчатая, форма грушевидная или яйцевидно-шаровидная.

Своеобразной скульптурой поверхности экзины обладает *O. tricerosperma* (в группе *Setosae* M. Pop.), отличающаяся также и особой формой эрем.

Подсекция *Onosma.* Ранее была описана пыльца типового вида рода *O. echioides* (Попова, Земскова, 1990). Виды этой подсекции в палиноморфологическом отношении также довольно однотипны. Форма пыльцевых зерен яйцевидно-округлая или грушевидная, экзина бугорчатая, концы борозд смыкаются на проксимальном полюсе. Специфичность морфологии и скульптуры экзины пыльцевых зерен видов, относящихся к различным группам, выделенным Поповым (1950, 1951) в этой подсекции, выявлена не была.

В результате проведенного исследования было описано разнообразие морфологических типов строения и скульптуры поверхности пыльцевых зерен видов *Onosma.* Выяснено, что палинологические особенности видов не всегда соответствуют таксономическим подразделениям рода, установленным на базе макроморфологии.

Для выявления направления эволюционного развития палиноморфологических типов в пределах рода *Onosma* необходимы дополнительные микроморфологические исследования пыльцевых зерен и сопоставление с палинологическими данными о видах других родов сем. *Boraginaceae,* что будет предпринято нами в дальнейшем.

В заключение считаем своим долгом выразить благодарность за консультации В. Н. Косенко (БИН АН СССР).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Морфология микроспор бурачниковых // Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР. 1956. Т. 10. С. 7—66. — *Мехакян А. К.* Палиноморфология рода *Onosma* // Ботан. журн. Армении. 1983. Т. 26, № 4. С. 324—330. — *Попов М. Г.* О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 70—108. — *Попов М. Г.* К познанию рода *Onosma* L. // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. 1951. Т. 14. С. 287—304. — *Попова Т. Н., Земскова Е. А.* К кариосистематике рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 199—205. — *Попова Т. Н., Земскова Е. А.* Биосистематическое изучение видов группы *Suffruticosae* рода *Onosma* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 6. С. 835—840. — *Decandolle A. P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis. 1846. T. 10. 679 p. — *Riedl H. Onosma* L. // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz. 1967. Lfg 48. S. 169—212. — *Riedl H. Onosma* L. // P. H. Davis. Flora of Turkey. Edinburgh, 1978. Vol. 6. P. 326—376. — *Teppner H. Onosma kaheirei* spec. nova und *O. erectum* (*Boraginaceae*) aus Griechenland // Phyton. 1988. Vol. 28, fasc. 1. S. 115—131.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 20 VIII 1990

УДК 634.723.1 (575.3) © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 9

А. М. Иванов

СТРУКТУРА И МОРФОГЕНЕЗ КУСТА *RIBES NIGRUM* (*GROSSULARIACEAE*) ИЗ ФЛОРЫ ТАДЖИКИСТАНА

A. M. IVANOV. THE STRUCTURE AND MORPHOGENESIS OF THE *RIBES NIGRUM* (*GROSSULARIACEAE*) SHRUB OF THE FLORA OF TAJIKISTAN

Изучение последовательных фаз формирования куста *Ribes nigrum* в естественных местах произрастания выявило образование главного симподия (основного ствола) с первых лет его жизни. Основной ствол нарастает в течение всей жизни и сохраняется до отмирания растения.

Наряду с детальной изученностью циклов развития отдельных побеговых систем и их возрастных изменений у *Ribes nigrum* L. в литературе нет сведений о морфогенезе куста как жизненной формы. Имеются только характеристики отдельных фаз онтогенеза растения (Васильченко, 1960; Соколова, 1962) и неполные сведения по структуре куста (Лучник, 1988).

Целью настоящей работы было изучение структуры и морфогенеза куста *R. nigrum*, произрастающей в южной части ее ареала — Таджикистане.

Объект исследования и методика

Первые сведения о наличии в горах Таджикистана смородины черной *R. nigrum* имеются в трудах В. Л. Комарова (1896) и А. И. Федченко (1909). В настоящее время ее выделяют как *R. janczewskii* Pojark. (Пояркова, 1936). Однако, как было показано, диагностические признаки нового вида полностью укладываются в рамки признаков *R. nigrum* (Павлова, 1951; Иванов, 1988). Поэтому черную смородину из флоры Таджикистана мы не выделяем в самостоятельный вид.

В Таджикистане *R. nigrum* произрастает на 1100—4200 м над ур. м. и приурочена к березнякам, тополевникам, ивнякам, где входит в состав второго яруса вместе с другими кустарниками (Запрягаева, 1976); нередко образует небольшие заросли (Ашуров, Шевелев, 1971). Повсеместно произрастает на увлажненных местах вдоль рек, по дну ущелий, на местах выхода грунтовых вод и является строгим мезофитом (Васильченко, Васильева, 1985).

Структура и морфогенез куста изучались в Центральном Таджикистане (бассейн р. Варзоб) на всех фазах онтогенеза растения. Выделенные фазы формирования куста свойственны и другим смородинам (Мазуренко, Хохряков, 1977). Длительность отдельных фаз онтогенеза устанавливалась подсчетом годичных приростов побегов на ранних фазах развития и подсчетом годичных колец на поперечном спиле ствола и скелетных осей растения — на поздних.

У смородины, как и у других древесных растений, побеги подразделяются на вегетативные и генеративные. В построении кроны растения основная роль принадлежит вегетативным побегам (рис. 1). В зависимости от роли в построении кроны вегетативные побеги подразделяют на следующие основные типы: первичный побег (ПП), побег ветвления (ПВ), побег дополнения (ПД), побег формирования (ПФ). Перечисленные типы побегов характерны для всех древесных и полудревесных растений, и их функции во всех случаях идентичны (Мазуренко, Хохряков, 1977). В построении кроны куста кроме вегетативных побегов немаловажное значение имеют и генеративные побеги (ГП), так как с их появлением усиливаются процессы ветвления растения (Иванов, 1986).

Строгой границы между выделенными типами побегов нет, кроме ПП и ГП. Так, появляющиеся ближе к основанию системы побега формирования усиленно растущие побеги можно принимать за ПФ следующего порядка; возникающие же около середины системы побега формирования усиленно растущие побеги можно рассматривать и как ПФ, и как ПД. Один тип побега может дать начало другому типу в процессе последующего нарастания. Так, ГП может дать начало ПВ или ПД.

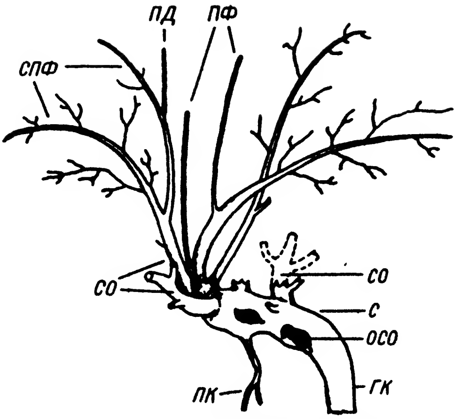


Рис. 1. Структура куста *Ribes nigrum* (схема).

Здесь и на рис. 2: *С* — основной ствол, *СО* — скелетная ось, *ОСО* — след отмершего основания скелетной оси, *ПФ* — побег формирования, *СПФ* — система побега формирования, *ПД* — побег дополнения, *ГК* — главный корень, *ПК* — придаточный корень.

В результате нарастания и ветвления основного типа побега образуется система побегов. Каждый тип побега образует соответствующий тип побеговых систем: СПП — система первичного побега, СПВ — система побега ветвления, СПД — система побега дополнения, СПФ — система побега формирования. Системы генеративных побегов или чередование укороченного ПВ и ГП называют плодушками, кольчатками или реже плодовыми образованиями (Савельева, 1959). На системах побегов формирования лежит особая роль — благодаря им образуется кустовидная форма роста растения.

Фазы формирования куста

Рост первичной оси. Начинается с прорастания семени. Длина ПП до 4 см. В последующие годы приросты увеличиваются. Основная ось растения проходит через ось ПП и главный корень. На нижнем участке СПП пазушные почки сразу не распускаются, а развиваются по типу спящих. В зависимости от конкретных условий произрастания продолжительность фазы доходит до 6 лет.

Начало кущения. Начинается с пробуждением спящей почки в зоне кущения — на ПП или приросте первого года. Образовавшийся ПФ I порядка по толщине оси превышает сечение оси СПП. Приросты его в первые 2—3 года небольшие, нарастание моноподиальное. Уже в первые годы развития СПФ I порядка основная ось растения в надземной части смещается с оси СПП и переходит на ось СПФ I порядка, а СПП принимает боковое положение. СПП после этого нарастает еще 2—4 года и на 6—7 году отмирает до новой основной оси растения.

Формирование молодого куста. Наступает примерно на 11-м году. В это время начинается цветение и плодоношение на СПФ II—III порядков.

Молодое 15—20-летнее растение состоит из 5—7 СПФ и имеет кустовидную форму роста. Каждый новый ПФ появляется в зоне кущения СПП или у основания СПФ предыдущих порядков. Высота куста до 60 см. Основная ось растения с развитием более мощной СПФ принимает ее (СПФ) направление оси.

Формирование взрослого куста. Начинается с появления ПФ с удлиненными приростами и достижения СПФ максимальных размеров, определяющих высоту взрослого растения. Взрослый куст одновременно имеет 10—50 разновозрастных СПФ, которые определяют крону растения. Куст обычно 1.4—1.7 м высотой с дуговидно изогнутыми побегами и никогда не достигает 5—6 м высоты, как это приводилось ранее (Запрягаева, 1975; Соколов и др., 1980; Вилисова и др., 1986).

К этому времени формируется главный симподий растения — многолетний основной ствол. Он образуется в результате симподиального нарастания и состоит из оснований первичной оси и последовательно возникающих побегов формирования. Направление основной оси растения в верхней части ствола не всегда четко выражено, так как в это время ежегодно появляются несколько ПФ. Со временем основной ствол принимает направление наиболее сильно развитого основания СПФ или скелетной оси. Другие ПФ и их системы принимают боковое положение по отношению к главной оси. Основной ствол имеет горизонтальное направление и не возвышается над уровнем почвы, подобно ксилоподиям некоторых геоксильных кустарников (Серебряков, 1962).

Продолжительность жизни СПФ в эту фазу 12—15 лет. К концу основного цикла СПФ живой остается ее нижняя часть до места отхождения от нее нового

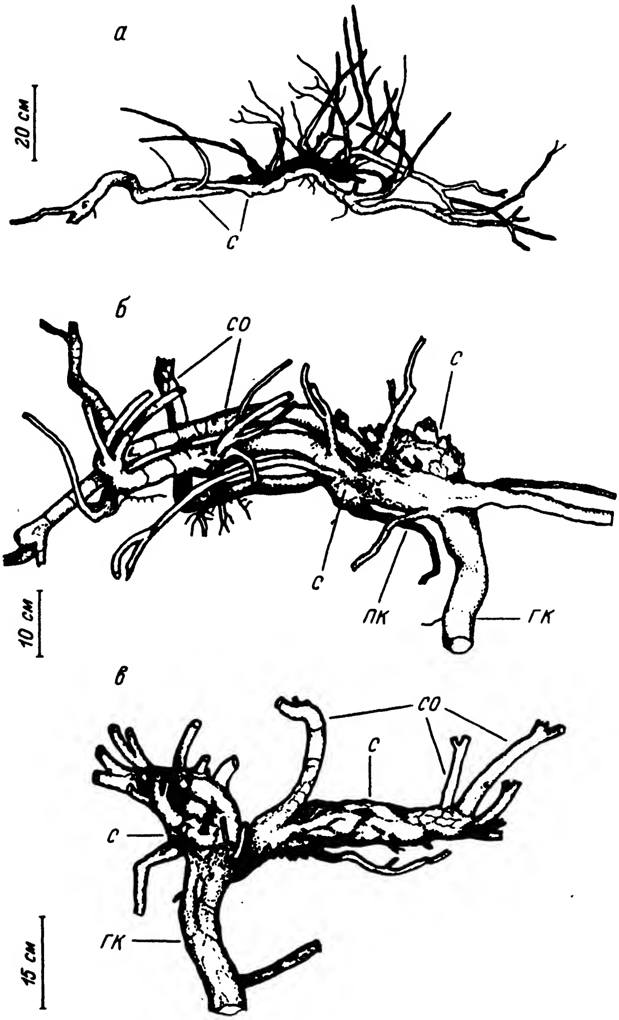


Рис. 2. Многолетняя система побегов *Ribes nigrum* в фазу взрослого куста (вид сбоку).

а — куст с удлиненным основным стволом, *б* — основание одноствольного и *в* — двуствольного куста. Остальные обозначения см. на рис. 1.

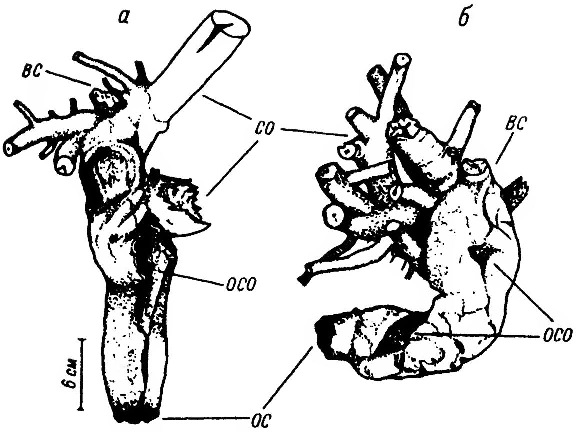


Рис. 3. Ствол *Ribes nigrum* в фазу деградации (*б*) и отмирания (*а*) куста (вид сверху).

ОС — основание ствола, *ВС* — верхушка ствола, *СО* — скелетная ось (основание), *ОСО* — след отмершего основания скелетной оси.

ПФ. Эта часть несколько возвышается над уровнем почвы и называется скелетной осью (СО). Диаметр основного ствола больше сечения любой СО. На основном стволе сохраняются следы отмирающих СО в виде частично зарастающих по краям швов и отверстий (рис. 2). Область появления побегов формирования в верхней части основного ствола и на скелетных осях соответствует зоне кущения растения.Часто у оснований СПФ и СО образуются придаточные корни. Но их мощность развития чаще не достигает того уровня, который имеет главный корень.

Главный ствол нарастает в течение всей жизни куста. Его протяженность, разветвление, количество СО и ПФ, его составляющих, определяются условиями места произрастания. Куст с укороченным основным стволом формируется в благоприятных для произрастания условиях. Куст с удлиненным основным стволом формируется на высотном пределе произрастания вида и на сухих каменистых почвах. В первом случае основной ствол складывается из небольших участков оснований ПФ. Например, длина такого основного ствола у одного 70-летнего растения 24 см (рис. 3).

В суровых условиях существования на верхнем пределе распространения древесной растительности (2500—3000 м над ур. м.) формирование куста происходит иначе. Здесь у молодых растений под влиянием регулярного воздействия в зимнее время мощного снежного покрова СПФ полегают и имеют горизонтальное направление роста с приподнимающимися окончаниями побегов. У взрослого растения приподнимающиеся окончания побегов возвышаются над почвой на 40—60 см, а длина всей побеговой системы составляет 70—100 см (рис. 2, *а*). В это же время в результате нарастания осей 1—2 сильных СПФ формируются основные оси растения. Причем бо́льшая часть ствола у взрослого растения состоит из более удлиненных отрезков оснований ПФ, поэтому длина ствола достигает 50—60 см. При длине горизонтальной системы побегов 80—100 см ее верхушка начинает отмирать. Одновременно на верхней половине главной оси пробуждаются 1—4 спящие почки. Побеги, развившиеся из них, могут быть приравнены к ПФ, а область пробуждения спящих почек может быть рассмотрена как зона кущения. У основания побегов в зоне кущения образуется местное утолщение со слабо развитыми придаточными корнями. Ось растения от зоны кущения отмирает. В свою очередь с отмиранием этой зоны кущения, несколько отступя от нее, на главной оси возникает новая зона кущения, состоящая также из небольшого количества систем побегов. Таким

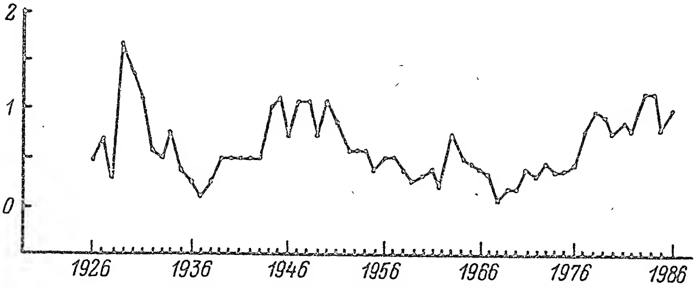


Рис. 4. Рост ствола *Ribes nigrum* по радиусу.

На оси абсцисс — годы. *На оси ординат* — ширина годичного кольца, мм.

образом, зона кущения перемещается по основному стволу к основанию куста до фазы деградации и отмирания куста. Длина СПФ в зонах кущения на лежачем основном стволе всего 20—50 см.

Растение в онтогенезе может сочетать оба пути формирования куста. Так, один из таких кустов, произрастающий на выс. 2300 м над ур. м. на засыпанной щебнем почве, имеет следующую структуру (рис. 2, *б*, *в*). В фазе взрослого куста у растения образовался укороченный основной ствол дл. 10—12 см. В конце этой фазы одна из боковых СПФ на середине основного ствола развивает ответвление (СО). На горизонтально направленной СО пробуждаются спящие почки, как это происходит в зоне кущения, и развиваются удлиненные системы побегов. К этому времени укороченный основной ствол прекратил нарастание. Его СПФ и СО постепенно отмирают. На главном корне и укороченном основном стволе расширяются отмирающие участки. Главная ось растения перемещается на удлиненную лежачую ось СО, которая становится продолжением укороченного основного ствола. Укороченный основной ствол отмирает в верхней его части до нового направления оси растения. Диаметр укороченного основного ствола 7 см, удлиненного — 3.2 см. 1—2 придаточных корня из нескольких на удлиненном основном стволе получают преимущественное развитие. Но основная ось растения проходит по линии главный корень—удлиненный основной ствол. В то же время можно говорить и об изменении направленности основной оси растения в подземной ее половине; ось как бы стремится перейти с главного корня на боковое его ответвление, образующее прямую линию с лежачим удлиненным главным стволом (рис. 2, *б*). В это время отмирает до 80% главного корня в поперечном сечении. Со старением СПФ и СО зоны кущения появляются новые системы побегов ближе к середине и основанию удлиненной основной оси.

Длительность фазы взрослого куста достигает 51 года.

Деградация куста. Происходит в возрасте 50—75 лет. В это время истощается запас спящих почек в зоне кущения и развиваются процессы отмирания участков главного корня и ствола. В результате все меньше образуется побегов формирования. И с отмиранием большинства ПФ и СО куст становится рыхлым.

Отмирание куста. Происходит в возрасте 60—80 лет. У отмирающих кустов уже не возникают удлиненные ПФ. У основания СО или по всему участку основного ствола из спящих почек появляются только слабые побеги.

Приведенная здесь продолжительность отдельных фаз формирования куста установлена для растений, произрастающих в оптимальных условиях на выс. 1800—2300 м над ур. м. Однако в зависимости от конкретных условий произрастания длительность выделенных фаз может уклоняться от приведенной схемы. Особенно подвержена изменениям продолжительность фазы взрослого куста. На больших высотах (2500—3000 м над ур. м.) она относительно короткая. Соответственно сокращается и продолжительность жизни растения; нами не обнаружены растения в возрасте 50 лет и старше. Таким образом, у *R. nigrum,* относящейся к жизненной форме кустарника, возможно определение возраста растения путем подсчета годичных колец ствола подобно деревьям и стланиковым тундровым кустарникам (Кудряшев и др., 1973) в отличие от методики определения возраста кустов по спилам скелетных осей — ксилоподиев (Серебряков, 1962)(рис. 4). Определенная нами максимальная продолжительность жизни отдельных растений *R. nigrum* несколько превышает ранее приводимые данные (Запрягаева, 1964; Соколов и др., 1980).

Изучение структуры куста показало, что *R. nigrum* — типичный геоксильный кустарник. Существенным отличием от ранее приводимых типов строения кустарников у изучаемого вида является то, что образуется горизонтально направленный, функционирующий до отмирания растения, основной ствол. Он представляет собой главный симподий растения. В отличие от жизненной формы дерева здесь главный симподий складывается из базальных участков системы первичного побега, побегов формирования и скелетных осей. Формирование куста у изучаемого вида отличается от такового других кустарников (Лучник, 1988) тем, что побеги формирования вырастают не на утолщенном подсемядольном колене, а на ПП и главном симподии растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ашуров А. А., Шевелев Г. Н. Плодовые и их использование в садоводстве и озеленении // Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л.: Наука, 1971. С. 239—251. — *Васильченко И. Т.* Всходы деревьев и кустарников. Определитель. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 301 с. — *Васильченко И. Т., Васильева Л. И.* Эндемичные и редкие растения Западного Гиссара // Растения Средней Азии. Л.: Наука, 1985. С. 42—121. — *Вилисова В. В., Запрягаева В. И., Зеляева З. Р.* и др. Деревья и кустарники // Растения для декоративного садоводства Таджикистана. М.: Наука, 1986. С. 88—367. — *Запрягаева В. И.* Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.; Л.: Наука, 1964. 695 с. — *Запрягаева В. И.* Род Смородина — *Ribes* L. // Флора ТаджССР. Л.: Наука, 1975. Т. 4. С. 270—281. — *Запрягаева В. И.* Лесные ресурсы Памиро-Алая. Л.: Наука, 1976. 594 с. — *Иванов А. М.* Строение и развитие плодовых образований смородины Янчевского // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1986. № 3. С. 85—88. — *Иванов А. М.* Систематический обзор смородин Таджикистана // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1988. № 2. С. 102. — *Комаров В. Л.* Материалы по флоре Туркестанского нагорья. Бассейн Зеравшана // Тр. СПб. о-ва естествоисп. Отд. ботан. 1896. Т. 26. С. 31—162. — *Кудряшев Л. В., Барыкина Р. П., Пугачева Л. Н.* Формирование стланиковой формы куста у гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula nana* L. // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 1. С. 53—64. — *Лучник З. И.* Декоративная долговечность кустарников в культуре. Новосибирск: Наука, 1988. 104 с. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с. — *Павлова Н. М.* Черная смородина СССР: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Л., 1951. 29 с. — *Пояркова А. И.* Критический обзор дикорастущих видов смородины и крыжовника Советского Союза // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 1. Флора и систематика высших растений. Вып. 2. 1936. С. 153—216. — *Савельева Л. С.* Золотистая смородина. Сталинград, 1959. 24 с. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с. — *Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А.* Род *Ribes* L. — Смородина // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1980. Т. 2. С. 28—35. — *Соколова Н. П.* Морфология сеянцев ягодных кустарников // Докл. ТСХА. Биология и растениеводство. 1962. Вып. 77. С. 581—587. — *Федченко Б. А.* Географические и ботанические результаты путешествий в 1901 г. и в 1904 г. Ч. 1. СПб., 1909. 128 с.

Институт ботаники АН ТаджССР
Душанбе

Получено 19 VII 1989

УДК 581.9.582.259 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 9

Г. Г. Жиляев

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ И МОРФОГЕНЕЗ *PETASITES KABLIKIANUS* (*ASTERACEAE*) В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ КАРПАТ

G. G. ZHILYAEV. THE SEASONAL DEVELOPMENT AND MORPHOGENESIS OF *PETASITES KABLIKIANUS* (*ASTERACEAE*) IN PLANT COMMUNITIES OF THE CARPATHIANS

Обитание этого вида на территории СССР в ряде флористических сводок подвергается сомнению. Многолетними исследованиями автора подтверждено достаточно широкое распространение *Petasites kablikianus* в некоторых районах Карпат. Описаны ритмы сезонного развития и характерные морфогенетические черты, определяющие принадлежность к соответствующим возрастным группам популяций, приведены сведения о возможных дистанциях генетического дрейфа и их связи с пространственным выражением популяций *P. kablikianus* в различных районах Карпат.

Белокопытник судетский *Petasites kablikianus* Tausch ex Bercht. — многолетнее травянистое длиннокорневищное поликарпическое растение (Голубев, 1957). В литературе приводятся противоречивые сведения относительно произрастания этого вида на территории СССР — от полного отрицания или неопределенности этого факта (Флора СССР, 1961; Черепанов, 1981) до признания локального и даже широкого распространения *P. kablikianus* в Украинских Карпатах (Флора УССР, 1962; Визначник..., 1977; Определитель..., 1987).

В основу исследований положены общепринятые методики, которые не нуждаются в подробном обсуждении. Общая же схема следующая. В полевых условиях откапывалось 30—50 особей каждого из возрастных состояний от всходов до сенильных, которые затем описывались по комплексу качественных и количественных признаков (Работнов, 1950; Серебрякова, 1971; Смирнова и др., 1976; Диагнозы..., 1983). Половой и неполовой процессы, миграция семян и пыльцы, фенология и ход сезонного развития изучались на фиксированных в ценозах особях по стандартным методикам (Бейдеман, 1960; Пономарев, 1960; Работнов, 1960; Борисова, 1972; Клейн, Клейн, 1974; Тихменев, 1976; Паушева, 1980).

Исследования, проведенные нами в районе Черногорского хр. в Карпатах на протяжении 1986—1988 гг. по высотному профилю 850—1600 м над ур. м., показывают, что *P. kablikianus* — обычный в этом районе вид, часто встречающийся в виде изолированных линейных и локальных популяций вдоль берегов рек и горных потоков. Иногда образует монодоминантные, большие по площади сообщества или вместе с белокопытником белым *P. albus* (L.) Gaertn. и белокопытником гибридным *P. hybridus* (L.) Gaertn. выступает в качестве субдоминанта полидоминантных фитоценозов. *P. kablikianus* — растение с толстым корневищем. Листовые обертки и сформировавшиеся листья голые, треугольно-сердцевидные, неравнозубчатые. Цветоносные побеги в период обсеменения 80—100 см выс. Корзинки функционально однополые, двудомные, мелкие. Цветки белые или слегка желтоватые, собранные в яйцевидные или удлиненно-яйцевидные соцветия.

Наблюдения над сезонным развитием *P. kablikianus* показали, что по феноритмотипу его следует отнести к весенне-летне-осеннему длительновегетирующему вегетативно подвижному виду с одной генерацией листьев в году (Борисова, 1972). Для него характерно префлоральное опережение в развитии (Серебряков, 1947), при котором растение зацветает прежде, чем закончился рост вегетативных органов. В этот период листовые пластинки находятся в сжатом вдоль средней жилки состоянии.

Начало цветения зависит от местообитания и его расположения над уровнем моря. В нижней части высотного профиля оно начинается в середине—конце апреля еще до полного стаивания снега, когда его толщина становится менее 5—7 см. Этим определяется последовательность цветения популяций *P. kablikianus* вдоль высотного профиля, и создаются изоляционные барьеры, препятствующие свободному обмену между ними генетическим материалом. На верхних пределах обитания (1530—1600 м над ур. м.) цветение начинается лишь месяц спустя — в середине—конце мая. *P. kablikianus* — функционально раздельнополый вполне двудомный вид. В женском соцветии (в корзинке) насчитывается 50—80 цветков с редуцированными пыльниками. Мужские корзинки составлены из 30—60 цветков с недоразвитыми завязями. Механика опыления достаточно сложна: при росте столбика завязи рыльце с хорошо развитым протектором проходит через 5 сросшихся между собой в трубку пыльников, таким образом собирая и вынося на своей поверхности всю пыльцу цветка. И лишь оттуда происходит ее перераспределение в большинстве случаев неспециализированными насекомыми-опылителями, либо ветром. Поскольку признак пола сохраняется не только в пределах фитоценотической единицы учета — парциального куста (Смирнова, 1976), но и морфологической единицы — клона, то становится невозможной автогамия в любых ее вариантах, и при половом процессе строго соблюдается принцип амфимиксии. Кроме того, *P. kablikianus* присущ неполовой процесс — вегетативное размножение и апомиксис. Соотношение между апо- и амфимиксисом — величина нестабильная. В зонах интенсивного антропогенного воздействия заметно преобладание неполовых форм размножения. Продолжительность фазы цветения, как и всех остальных фенофаз, значительно различается на индивидуальном (цветок) и групповых (элементарное соцветие, генеративный побег, парциальный куст, клон, популяция) уровнях. Считая началом цветения в этих подразделениях появление первого цветка с полностью сформированными мужскими и женскими структурами, а его окончанием — выход из этой фазы последнего цветка, продолжительность цветения на индивидуальном уровне составляет всего 8—17 ч, а на групповом — 4—5, 4—6, 9—13, 9—25, 9—30 суток соответственно. Этим существенно изменяется сечение генетических потоков и возможность обмена пыльцой между такими структурами. Продукция пыльцы достаточно стабильная и слабо различается в популяциях высотного профиля, составляя по средним значениям 7—8 тыс. пыльцевых зерен на один цветок. Продукция же пыльцы упомянутых выше структурных образований различается иногда весьма существенно, хотя не всегда закономерно. Она зависит от колебаний всех составных продуктивности — числа цветков в соцветии, генеративных побегов в парциальном кусте, клоне, популяции. Подобно описанным ранее видам *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Soldanella hungarica* Simonk. (Жиляев, 1986, 1987) созревание семян и обсеменение у *P. kablikianus* проходят быстрыми, а у популяций на верхней границе профиля — опережающими темпами по сравнению с популяциями, расположенными ниже и раньше закончившими цветение.

Обсеменение начинается на высотах 900 м над ур. м. в конце мая—начале июня и длится 25—30 суток, а на высотах 1500—1600 м над ур. м. — в первых числах июля и продолжается 10—14 суток. Семена цилиндрической формы, имеют хохолки из простых беловатых волосков, способствующих транспорту семян воздушными течениями. Несмотря на наличие морфологических приспособлений к анемохории, индивидуальный, реально значимый перенос семян ограничивается дистанциями порядка 10—12 м. При этом в зоне радиусом 0.5 м остается 45 %, а радиусом 2 м — 81 % семян, чем предопределяется возможность стабильного генетически существенного обмена между клонами, расположенными на соответствующих дистанциях. Роль семян, вынесенных за эти пределы, может быть заметной либо в случае кумулятивного эффекта в популяциях с высокой численностью генерирующих особей, либо в череде поколений в больших временных масштабах. Несравненно интенсивнее происходит процесс транспорта по руслам горных потоков у прибрежных популяций. В период массового плодоношения берега бывают сплошь и на большом протяжении покрыты семенами *P. kablikianus*, число которых достигает 2×10^4 шт/м^2. Несомненно, что постоянная передача семенного материала по генетическим каналам столь значительного сечения способствует проявлению признаков континуальности. Следует учитывать тот факт, что в данном случае имеет место не обмен, а односторонняя передача по вектору. Расшифровка и соответствующее обоснование этого явления возможны лишь на базе построения имитационных моделей, позволяющих оценить участие в каждой нижележащей точке континуальной группировки генетически эффективного потока генов (Грант, 1984, 1985), выделив его из всей массы дрейфующего генетического материала. Наши данные показывают, что линейный перенос семян *P. kablikianus* по постоянным водным магистралям может составить 300—1200 м, а по временным (дороги в период обильных дождевых осадков) — 40—130 м. В результате должны формироваться неодинаковые по своему генетическому содержанию, соответственно расположенные континуальные популяции. Поэтому сложно однозначно оценить роль антропогенного давления. Необходимо учитывать его продолжительность, силу и характер. Так, на склонах, где стоки воды образовались в результате трелевки леса, генетический дрейф усиливается, и популяции *P. kablikianus* приобретают линейный контур. И наоборот, в местах, где такой дрейф ограничивается (выпасаемые участки на равнинах) формируются изолированные (осколочные) группы с признаками локальных и дизъюнктивных популяций (Малиновский и др., 1988).

После обсеменения растение до конца сентября продолжает вегетацию. В этот период происходит дальнейшее нарастание плагиотропных побегов, закладываются почки возобновления и цветочные почки следующего года. В конце октября начинается отмирание надземной части. Сначала на листьях появляются отдельные небольшие пятна сероватого цвета, затем они быстро увеличиваются в размерах и буреют. Отмирание листьев проходит всего за 10—14 дней. Стадия осенне-зимнего покоя хорошо выражена, но не глубока, вследствие чего растение способно трогаться в рост при длительных потеплениях в малоснежные зимы. Почки возобновления *P. kablikianus* зимуют на поверхности почвы или подстилке, т. е. по классификации Раункиера это растение относится к гемикриптофитам.

В популяциях *P. kablikianus* семенное и вегетативное размножение играет почти равноценную роль в поддержании общей численности. Однако функционально они неодинаковые: первое направлено на генетическое обновление и омоложение состава популяций, второе — на увеличение численности главным образом генеративных особей. *P. kablikianus* свойственна онтогенетическая поливариантность в зависимости от эколого-ценотических условий. Поэтому он достаточно устойчив к различным режимам хозяйственных воздействий. Вместе с тем поливариантность онтогенеза практически не изменяет морфогенетических особенностей растений. В большей степени они различаются в зависимости от реализации путей возобновления — семенного или вегетативного. Приведенные ниже морфогенетические черты особей разных возрастных состояний имеют достаточно универсальный характер и могут использоваться при изучении популяций *P. kablikianus* в широком диапазоне эколого-ценотических условий.

Проростки появляются преимущественно в августе—сентябре. На гипокотиле поднимаются два голых, овальных, короткочерешковых семядольных листа. Гипокотиль 0.5—1 см дл. с хорошо заметным буровато-красным оттенком. Главный корень тонкий, длинный, сильно ветвящийся. В таком состоянии проросток зимует.

В ювенильное состояние проростки переходят весной—летом следующего после прорастания года. Ювенильные особи — однопобеговые розеточные растения, у которых между семядолями формируется терминальная почка, из которой образуется один срединный ассимилирующий лист. Семядоли отмирают лишь к июлю — августу второго года жизни. По наличию их ювенильные особи хорошо различаются среди растений других возрастных групп. Корневая система представлена главным и 2—3 придаточными корнями, появляющимися на гипокотиле. Продолжительность ювенильного состояния 2—3 года.

Имматурные особи образуются на 3—4 году жизни. В этот период у растения появляется пара срединных листьев, лишь меньшими размерами отличающихся от листьев взрослых особей. В подземной сфере происходит развитие придаточных корней. Общее число листьев может доходить до 5. В пазухах живых и мертвых листьев формируются почки. Изредка наблюдаются случаи отмирания главного корня.

Виргинильные особи — многопобеговые, включающие несколько вегетативных длиннокорневищных розеточных побегов. Многолетняя часть главного розеточного побега — вертикальное эпигеогенное корневище 7—12 см дл., утолщенное, с остатками влагалищ отмерших листьев и с 4—8 листьями взрослого типа. Из пазушных почек главного побега может развиваться горизонтальное гипогеогенное корневище 8—30 см дл., в свою очередь ветвящееся.

Молодые генеративные растения имеют удлиненный генеративный побег 1-го порядка. До первого цветения корневище *P. kablikianus* нарастает моноподиально. После первого цветения рост становится симподиальным. У молодых генеративных особей формируются 5—6 листьев типичной формы, в пазухах которых закладываются почки возобновления. Главные побеги сравнительно невысокие — 25—30 см. Процессы новообразования побегов и корней явно преобладают над их отмиранием.

У средневозрастных генеративных особей наиболее старые корневища и системы главного корня частично отмирают, хотя редко разрушаются до полной потери связи друг с другом. Взрослые цветущие особи имеют разветвленные корневища, наиболее мощные из которых состоят из 5—9 побегов с ассимилирующими листьями. Протяженность многолетнего побегового тела 40—70 см. На средневозрастной особи формируются 1—2 мощных генеративных побега выс. 70—110 см. В этом состоянии отмечается наибольший средний прирост фитомассы и числа почек возобновления.

Старые генеративные особи характеризуются большой протяженностью плагиотропных корневищ, появлением старых, разлагающихся участков на них, потерей придаточных корней. Особи в таком возрастном состоянии представляют собой клон из 2—3 партикул, либо отдельные генеративные партикулы, формирующие 1, редко 2 генеративных побега выс. 30—50 см с 4—5 ассимилирующими листьями.

Субсенильные растения отличаются заметными прогрессирующими разрушениями жизненной формы, падением интенсивности ветвления, уменьшением размеров побегов и корней, полной потерей способности к плодоношению. Корневище небольшое, неразветвленное, с 2—3 ассимилирующими листьями, часто полуразрушенное и потерявшее связь с другими образованиями клона. Новообразования в виде придаточных корней отсутствуют.

Сенильные особи представляют собой по существу лишь небольшие фрагменты полумертвых корневищ с единственным недоразвитым листом, близким к ювенильному или имматурному типу. Запаса почек возобновления нет, новых почек, корней, корневищ не образуется.

Приведенные для соответствующих возрастных состояний морфологические черты характерны для *P. kablikianus* в широком диапазоне эколого-ценотических условий и могут служить основой при изучении онтогенеза и его модификаций в конкретных растительных сообществах Карпат, а также при определении возрастной структуры его популяций.

Исследования хода сезонного развития *P. kablikianus* дают основания заключить, что различия в сроках цветения и опыления на разных участках высотного профиля ограничивают возможности передачи генетического материала на значительные дистанции. В границах отдельных участков профиля осуществляется регулярный процесс локальной панмиксии, приводящий к образованию внутрипопуляционных групп с измененными по отношению к общему аллелофонду популяции признаками и их частотами. При распределении семенного материала изоляционные барьеры, существующие при переопылении, не действуют, не препятствуя свободной односторонней передаче семян по вектору. Обоснование статуса́ и границ донорных и реципиентных групп такого типа возможно путем имитационного моделирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 333—336. — *Борисова И. В.* Сезонная динамика растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1972. Т. 4. С. 5—94. — *Визначник* рослин Українських Карпат. Київ: Наук. думка, 1977. 434 с. — *Голубев В. Н.* Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 7. С. 1055—1071. — *Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с. — *Грант В.* Проблема генетического потока в географическом масштабе // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46, № 1. 'С. 5—12. — *Диагнозы* и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: Изд-во МГПИ, 1983. Ч. 2. 97 с. — *Жиляев Г. Г.* Фенологическая неоднородность *Soldanella hungarica* (*Primulaceae*) в растительных сообществах Черногоры // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 8. С. 1097—1102. — *Жиляев Г. Г.* Сезонний розвиток популяцій *Homogyne alpina* (L.) Cass. залежно від еколого-фітоценотичних умов // Укр. ботан. журн. 1987. Т. 44, № 2. С. 13—16. — *Клейн Р. М., Клейн Д. М.* Методы исследования растений. М.: Колос, 1974. 304 с. — *Малиновский К. А., Царик И. В., Жиляев Г. Г.* О границах природных популяций растений // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49, № 1. С. 46—58. — *Определитель* высших растений Украины. Киев: Наук. думка, 1987. 548 с. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 304 с. — *Пономарев А. Н.* Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 9—19. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.: Наука, 1950. Вып. 1. С. 465—483. — *Работнов Т. А.* Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 20—40. — *Серебряков И. Г.* О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестник МГУ. 1947. № 6. С. 75—108. — *Серебрякова Т. И.* Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 1. С. 105—119. — *Смирнова О. В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 72—80. — *Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 14—43. — *Тихменев Е. А.* Антэкология растений острова Врангеля // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 2. С. 72—80. — Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 26. 939 с. — *Флора УССР.* Киев: Изд-во АН УССР, 1962. Т. 11. 588 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Институт ботаники АН УССР
Львовское отделение

Получено 24 XI 1989

УДК 582.26 : 631.466 : 633.203

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 9

Г. С. Антипина, М. А. Тищенко

ПРОДУКЦИЯ ВОДОРОСЛЕЙ В ПОЧВАХ СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ КАРЕЛИИ

G. S. ANTIPINA, M. A. TISHCHENKO. THE ALGAL PRODUCTION IN SOILS OF UPLAND MEADOWS OF THE KARELIA

Исследована ежесуточная динамика численности и биомассы водорослей в подзолистой почве разнотравно-злакового суходольного луга в течение июля 1989 г. Показано наличие резких, пульсационных колебаний этих показателей. Они составили 62.3—227.3 тыс. клеток, 0.024—0.100 мг в 1 г. абс. сухой почвы (в пересчете на гектар луга колебания биомассы составили 3.1—11.6, в среднем 6.2 кг). Продукция почвенных водорослей за один летний месяц составила 28 кг/га. Обновление биомассы водорослей в почве исследованного луга произошло в течение месяца 4.5 раза, т. е. завершаясь примерно на каждые 6-е сутки.

Микроскопические водоросли являются обязательным компонентом почвенной биоты всех типов биогеоценозов. Сообщество этих микроскопических растений рассматривается обычно как самостоятельная структурная часть фитоценоза — альгосинузия (Новичкова-Иванова, 1980). В то же время водоросли в почвах входят в состав микробоценоза, его автотрофного компонента. Они образуют определенное количество органического вещества, причем для них, как и других микроорганизмов, установлено превышение продукции над одномоментно определяемой биомассой, по крайней мере, в несколько раз.

Интенсивность развития почвенных водорослей зависит от конкретных особенностей почв, климата, растительности. Это вызывает необходимость исследования видового состава, численности клеток, биомассы и продукции водорослей в разных географических зонах, природных ландшафтах, типах почв. Если мы располагаем достаточно обширными данными о видовом составе водорослей в почвах СССР (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Штина, 1990), то количественные показатели — численность и биомасса водорослей — менее полны, а данные о продукции водорослей в наземных фитоценозах единичны. Вместе с тем биомасса и продукция водорослей в почвах — критерии более важные, чем численность клеток, так как позволяют точнее оценить роль этих микроскопических организмов в общей продукции биоценоза. Ограниченность указанных данных связана прежде всего с методическими сложностями и трудоемкостью определения продукции почвенных водорослей, особенно в тех случаях, когда они не образуют видимых поверхностных разрастаний, а диффузно распределены между почвенными частицами.

Подробные исследования количественных характеристик альгосинузий луговых почв — численности, биомассы, продукции — выполнены в основном для лугов Кировской обл. (Штина, 1959; Носкова, 1972; Домрачева, 1972, 1975, и др.) и для сеяных лугов тундры в Коми АССР (Перминова, Гецен, 1979; Перминова, 1980; Перминова и др., 1982; Гецен, 1987). Обращает на себя внимание разноречивость литературных данных о численности и биомассе водорослей в почвах лугов. Она объясняется не только разнообразием условий луговых фитоценозов и почвенных характеристик, но и особенностями методики количественного учета водорослей в почвах, использованной разными авторами. Это, во-первых, разная глубина отбора проб почвы (от 0—10 до 0—1 см), а во-вторых, пересчет полученных данных либо на воздушно-сухой (Штина, 1959; Носкова, 1972), либо на абсолютно сухой вес почвы (Домрачева, 1975; Перминова, Гецен, 1979, и др.); естественно, что оба последних показателя оказываются более высокими. При почвенно-альгологических исследованиях очень информативным является изучение ежесуточной динамики численности и биомассы водорослей и определение их продукции. Первые подобные работы, выполненные

Л. И. Домрачевой (1972, 1974, 1975), показали, что в дерново-подзолистой почве суходольного луга продукция водорослей за месяц составляет от 9 до 64 кг/га органического вещества. Очень высокой — более 500 кг/га за летний месяц — оказалась продукция водорослей в почве сеяных лугов тундры (Перминова и др., 1982).

В этой работе мы попытались определить месячную продукцию водорослей в почве суходольного луга на основе ежесуточного учета их численности и биомассы. Подобное исследование для почв Карелии проведено впервые.

Материал и методика

Работа выполнена в июле 1989 г. Район исследования относится к южной климатической зоне Карелии, Олонецкому флористическому и южному луговому районам (Раменская, 1958, 1983). Объектом исследования выбран участок типичного для южной Карелии суходольного разнотравно-злакового луга. Луговой фитоценоз принадлежит к ассоциации Phleetum mixtoherbosum. Доминантами фитоценоза являются злаки *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski и виды разнотравья *Achillea millefolium* L., *Veronica chamaedris* L., *Alchemilla acutiloba* Opiz. и др. Травостой ровный, плотный, 80—100 см выс., общее проективное покрытие 100 %. Почва подзолистая, суглинистая, $pH_{сол.}$ 4.3, NO_3 — 14.7, NH_4 — 21.7, P_2O_5 — 38.4, K_2O — 30.2 мг/100 г почвы (анализ выполнен в лаборатории почвоведения и агрохимии Института биологии Карельского научного центра). Урожайность исследованного луга — 80—90 ц/га зеленой массы.

Видовой состав водорослей изучался в почвенных культурах со стеклами обрастания и в водных культурах на среде Громова № 6 (Голлербах, Штина, 1969). Определение численности клеток проводилось модифицированным методом прямого счета (Некрасова, Бусыгина, 1977). Для счета использовались смешанные образцы почвы объемом 100 $см^3$. Они составлялись из индивидуальных проб объемом по 3 $см^3$, взятых почвенным буриком рандомизированно из поверхностного слоя почвы 0—1 см. Преимущества использования усредненного образца для изучения водорослей северных почв обсуждались в литературе (Некрасова, Бусыгина, 1977; Перминова и др., 1982).

Отбор проб проводился с 1 по 28 VII ежедневно в одно и то же время — с 9 до 10 ч утра. Одновременно фиксировались температура и влажность почвы. В каждой пробе определялись численность клеток отдельных групп (синезеленые, зеленые вместе с желтозелеными, диатомовые) и общая численность. Биомасса вычислялась объемно-расчетным методом (Домрачева, 1975; Хазиев, Кабиров, 1986), при этом удельная масса клеток водорослей, как и в гидробиологии, была принята за 1 г/$см^3$ (Штина, Голлербах, 1976). Для определения объемов клеток использовались пересчетные таблицы (Хазиев, Кабиров, 1986). Для упрощения подсчета биомассы водорослей мы вычислили суммарный объем 1000 клеток и их массу, которая составила 42.3×10^{-5} мг. Полученный коэффициент использовался при вычислении биомассы водорослей. Такой подход к подсчету этого показателя мы применяли и ранее (Штина и др., 1981). Он снижает трудоемкость получения количественных характеристик сообществ водорослей в почвах. На наш взгляд, этот прием вполне может быть использован в почвенно-альгологических исследованиях. Величина приведенного коэффициента не может быть постоянной, определение его должно проводиться в каждой аналогичной работе заново. Это связано с тем, что соотношение числа клеток водорослей разных систематических групп и их размеры в различных почвах могут варьировать в широких пределах. Полученные данные пересчитывались на абсолютно сухой вес почвы (Некрасова, Бусыгина, 1977).

На основании ежесуточного учета численности и биомассы почвенных водорослей в течение месяца нами сделана попытка определить их месячную продукцию. Подсчет этого показателя проводился путем суммирования достоверных приростов биомассы водорослей, т. е. была определена общая первичная продукция без учета убыли биомассы. Теоретическое обоснование такого подхода к методике подсчета продукции микроорганизмов и изложено в ряде работ (Аристовская, 1972; Домрачева, 1972, 1975; Маркова, 1975; Хазиев, Кабиров, 1986, и др.). Приведенные в работе данные статистически достоверны.

Результаты и их обсуждение

Видовой состав водорослей в исследованной почве типичен для луговых фитоценозов. В подзолистой почве определено 16 видов водорослей: 2 вида *Cyanophyta*, 8 — *Chlorophyta*, 5 — *Xanthophyta*, 1 вид *Bacillariophyta* — *Hantzshia amphioxys* (Ehr.) Grun. Развитие синезеленых в этих условиях ограничено высокой кислотностью почвы. Эта группа представлена *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom. и *Ph. tenue* (Menegh.) Gom. Основу альгосинузии образуют зеленые водоросли и желтозеленые коккоидные водоросли. Доминируют в основном банальные почвенные виды — *Chlorella vulgaris* Beijer., *Chlorococcum humicola* (Näg.) Rabenh., *Coccomyxa solorinae* Chod., *Pleurochloris anomala* James, *Botrydiopsis arhiza* Borzi. Надо отметить, что в этой почве впервые для почв Карелии выявлен интересный вид желтозеленых водорослей с разнонитчатой структурой таллома — *Heterococcus chodatii* Visch. Кроме названных видов в исследованной почве отмечены *Chlamydomonas atactogama* Korsch., *Dictyococcus irregularis* Boye-Peters., *Chlorhormidium flaccidum* (Kütz.) Fott, *Stichococcus bacillaris* Näg. sens strict., *S. minor* Näg. (*Chlorophyta*), *Ellipsoidion regulare* Pasch. и *Chloridella simplex* Pasch. (*Xanthophyta*). Следовательно, в подзолистой почве разнотравно-злакового луга распространены сравнительно простые по структуре альгосинузии, в которых общее число видов невелико, а доминируют зеленые и желтозеленые водоросли. Надо отметить, что преобладание зеленых водорослей является зональной особенностью альгофлоры северных почв (Штина, Голлербах, 1976; Штина, 1990).

Результаты исследования ежесуточной динамики численности и биомассы почвенных водорослей приведены на рис. 1, 2. По числу клеток в почве преобладают зеленые и желтозеленые (учитывались вместе) и только в отдельные дни — диатомовые (*Hantzshia amphioxys*). Оказалось, что общая численность водорослей в почве исследованного лугового фитоценоза в течение июля изменялась от 62.3 до 227.3, в среднем составив за месяц исследования 119.5—12.1 тыс. клеток/г. Такие результаты соответствуют литературным данным о численности почвенных водорослей в луговых фитоценозах умеренной зоны (Штина, Голлербах, 1976).

Колебания величины биомассы водорослей в течение месяца при одномоментном определении были значительными — от 0.024 до 0.100 мг/г, средняя величина биомассы составила 0.054 мг/г почвы или в пересчете на единицу площади для слоя почвы 0—1 см соответственно 310—1150 и 620 мг/м^2 (3.1—11.5 и 6.2 кг/га).

Колебания численности клеток и биомассы водорослей в исследованной почве носят ярко выраженный пульсационный характер. Эти показатели менялись несколько раз в течение 1—2 суток и могли резко — в 2—3 раза — возрасти (например, 7, 11, 13, 17 VII) или столь же резко снизиться (например, 8, 12, 14 VII). Аналогичная картина была получена и другими исследователями (Домрачева, 1975: Перминова, 1980; Кабиров, 1981; Шушуева, 1984). Кроме того, известны и внутрисуточные колебания численности и биомассы водорослей в почвах (Маркова, 1975). Вероятно, такой характер изменений количественных

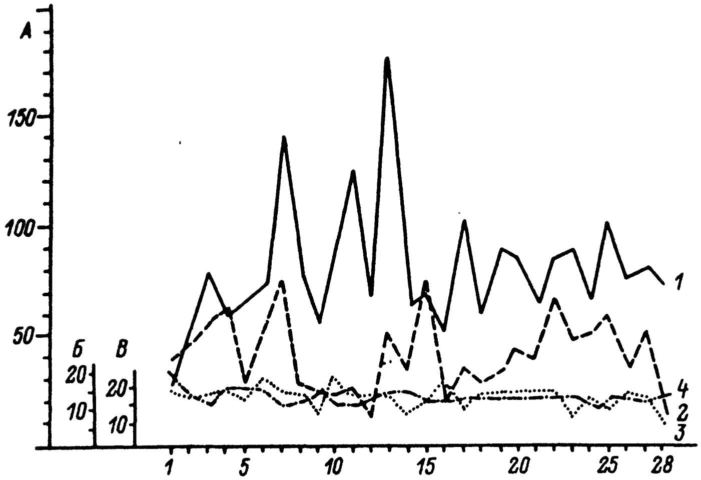


Рис. 1. Динамика численности клеток отдельных групп водорослей (*1* — зеленые и желтозеленые, *2* — диатомовые), влажности (*3*) и температуры (*4*) почвы, июль 1989 г.

По оси абсцисс — даты наблюдений; *по осям ординат*: *А* — численность, тыс. клеток в 1 г абс. сухой почвы; *Б* — влажность почвы, %; *В* — температура почвы, °С.

показателей почвенных альгосинузий типичен для самых различных почв и типов ландшафтов.

Известно, что количество клеток водорослей, как и других микроорганизмов, в момент отбора проб почвы, а также размеры клеток и, следовательно, биомасса зависят одновременно от многих абиотических и биотических факторов, а также от внутренних закономерностей развития популяций водорослей (Аристовская, 1972; Рийс, Рахно, 1975; Штина, Голлербах, 1976; Кабиров, 1981). В наших условиях влажность и температура почвы как важнейшие для жизнедеятельности водорослей факторы оказались довольно стабильными (рис. 1, 2). Проведенный корреляционный анализ показал, что при этих условиях корреляция между величинами численности и биомассы, с одной стороны, и влажностью и температурой почвы, с другой, отсутствовала. При незначительных понижениях влажности почвы уровень ее сохранялся достаточно высоким для нормального существования водорослей. Температура и ее колебания также не являлись лимитирующим фактором, который бы существенно влиял на рост и развитие водорослей в почве исследованного фитоценоза. Вероятно, в условиях достаточно стабильных температуры и увлажнения почвы в числе причин такого пульсационного характера изменения количественных показателей альгосинузии на первый план выступают неучтенные абиотические, а также биотические факторы, прежде всего активность почвенных беспозвоночных-альгофагов (Домрачева, 1975; Штина, Голлербах, 1976). Домрачева (1974) показала, что при возрастании количества клеток водорослей в почве наблюдается и повышение численности и активности почвенных альгофагов — амеб, инфузорий, коловраток и других животных, которые быстро используют биомассу водорослей.

Полученные при ежесуточном учете показатели численности клеток водорослей заставляют еще раз обратить внимание на то, что численность водорослей в почве — не статичный, а очень лабильный показатель. Наличие столь резких его колебаний следует принимать во внимание в тех случаях, когда количественный учет проводится 1 раз в мес, как это обычно принято в почвенно-альгологических и почвенно-микробиологических исследованиях. Например, если бы в нашем случае пробы отбирались 1—2 раза в мес, то результаты учета численности 1 VII и 16 VII дали бы нам на самом деле минимальные величины численности и биомассы, а 7 VII и 13 VII — максимальные. В первом случае

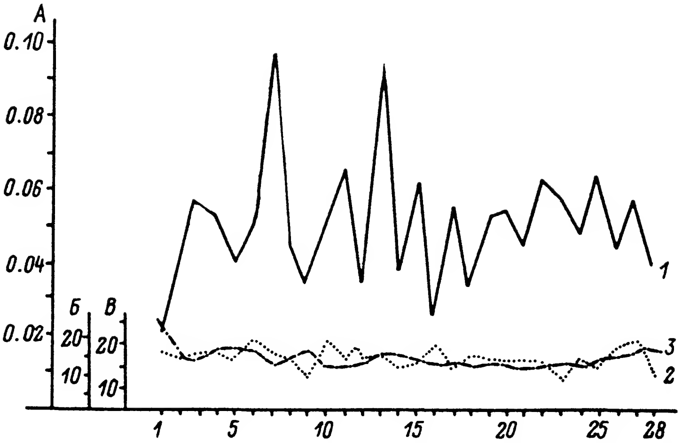


Рис. 2. Динамика биомассы водорослей (*1*), влажности (*2*) и температуры (*3*) почвы, июль 1989 г. *По оси абсцисс* — даты наблюдений; *по осям ординат*: *А* — биомасса водорослей, мг в 1 г абс. сухой почвы; *Б* — влажность почвы, %; *В* — температура почвы, °С.

мы получили бы заниженные, а во втором — завышенные количественные характеристики исследуемой альгосинузии. Конечно, ежесуточный учет численности является самостоятельной задачей, он проводится для определения продукции почвенных водорослей и, вероятно, не всегда необходим. Но при редком (1—2 раза в мес) отборе проб надо иметь в виду относительность полученных результатов, которые могут не отражать истинных показателей.

На основании суммирования достоверных приростов биомассы водорослей в почве определено, что месячная продукция почвенных водорослей в подзолистой почве разнотравно-злакового луга за июль 1989 г. составила 2.8 г/м^2 (28 кг/га). Как показано выше, средняя биомасса водорослей при одномоментном определении составила 6.2 кг/га; таким образом, масса водорослей в нашем случае обновилась за месяц примерно 4.5 раза, т. е. на каждые 6-е сутки.

Таким образом, при всестороннем изучении процессов функционирования луговых фитоценозов нельзя недооценивать вклад почвенных водорослей как важнейшего фототрофного компонента почвенной биоты в образование органического вещества. Продукция водорослей достаточно велика для столь микроскопических растений и за летний период может составить десятки килограммов органического вещества на каждый гектар луга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристовская Т. В. Теоретические аспекты проблемы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов // Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1972. С. 7—20. — *Гецен М. В.* Проблема места и значения водорослей в сложении экосистем Крайнего Севера: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Л., 1987. 37 с. — *Голлербах М. М., Штина Э. А.* Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с. — *Домрачева Л. И.* Опыт изучения биомассы и сезонной продукции почвенных водорослей // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров: Изд-во с.-х. ин-та, 1972. С. 46—53. — *Домрачева Л. И.* Почвенные водоросли как продуценты органического вещества и их значение в трофических связях почвенных организмов: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1974. 30 с. — *Домрачева Л. И.* Динамика развития водорослей в дерново-подзолистой почве при ежесуточном определении // Закономерности развития почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1975. С. 38—50. — *Кабиров Р. Р.* О скорости обновления биомассы водорослей в почве // Тез. докл. конф. молодых ученых. Уфа, 1981. С. 179—180. — *Маркова Л. И.* Биомасса почвенных водорослей и особенности ее учета в ассоциациях ксерофильного типа // Закономерности развития почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1975. С. 60—69. — *Некрасова К. А., Бусыгина Е. А.* Некоторые уточнения к методу количественного учета почвенных водорослей // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 214—222. — *Новичкова-Иванова Л. И.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 255 с. — *Носкова Т. С.* Определение численности почвенных водорослей в связи с их распределением в профиле почв // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров: Изд-во с.-х. ин-та, 1972. С. 53—58. — *Перминова Г. Н.* Биомасса и продукция водорослей в тундровых почвах // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 6. С. 859—863. — *Перминова Г. Н., Гецен М. В.* Состав альгофлоры в целинных и подвергшихся освоению почвах // Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в восточноевропейской тундре. Л.: Наука, 1979. С. 54—78. — *Перминова Г. Н., Кабиров Р. Р., Киприянов В. М.* Водоросли как продуценты тундровых биогеоценозов // Тр. Коми ФАН СССР, 1982. № 49. С. 81—94. — *Раменская М. Л.* Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1958. 399 с. — *Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 212 с. — *Рийс Х. А., Рахно П. Х.* Количественная динамика почвенных водорослей. Таллин: Валгус, 1975. 172 с. — *Хазиев Ф. Х., Кабиров Р. Р.* Количественные методы почвенно-альгологических исследований. Уфа: БФ АН СССР, 1986. 172 с. — *Штина Э. А.* Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2. 1959. Вып. 12. С. 36—141. — *Штина Э. А.* Почвенные водоросли как экологические индикаторы // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 4. С. 441—452. — *Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С.* Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л.: Наука, 1981. 272 с. — *Штина Э. А., Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 142 с. — *Шушуева М. Г.* Динамика биомассы почвенных водорослей в степных биогеоценозах // Почвоведение. 1984. № 8. С. 111—116.

Петрозаводский государственный
университет им. О. В. Куусинена

Получено 16 XI 1990

УДК 581.55«44—55»(571.511)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 9

В. В. Украинцева

ИСТОРИЯ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ТАЙМЫРА ЗА ПОСЛЕДНИЕ 55 ТЫСЯЧ ЛЕТ

V. V. UKRAINTSEVA. THE HISTORY OF BIOGEOCOENOSES OF THE TAIMYR DURING THE LAST 55 THOUSAND YEARS

По результатам палинологического и палеоботанического изучения позднеплейстоценовых и голоценовых отложений, надежно датированных геолого-геоморфологическими исследованиями и методом радиоуглеродного анализа, прослежены становление и история биогеоценозов территории п-ова Таймыр за последние 60—55 тыс. лет на фоне глобальных изменений климата.

Идея необходимости комплексного изучения Севера была высказана еще А. Ф. Миддендорфом — первым ученым-естествоиспытателем, посетившим Таймыр в 1843 г. За развитие комплексных исследований на Севере в дальнейшем высказывались Р. Поле (1910), В. Н. Сукачев (1921), Б. А. Тихомиров (1955, 1971) и другие.

Изучение растительного покрова Таймыра началось уже в первые годы советской власти прежде всего в связи с запросами народного хозяйства, когда встал вопрос о развитии оленеводства и изысканиях территорий, пригодных для пастбищ.

В 1930—1940-е годы на опытных станциях Института оленеводства (впоследствии Институт сельского хозяйства Крайнего Севера) развернулись комплексные исследования. Участники этих работ — геоботаники Ф. В. Самбук, М. Н. Аврамчик, В. Д. Александрова, А. Н. Виноградова и Л. Н. Тюлина, помимо отчетов, послуживших основанием для землеустроительного проекта, на основании

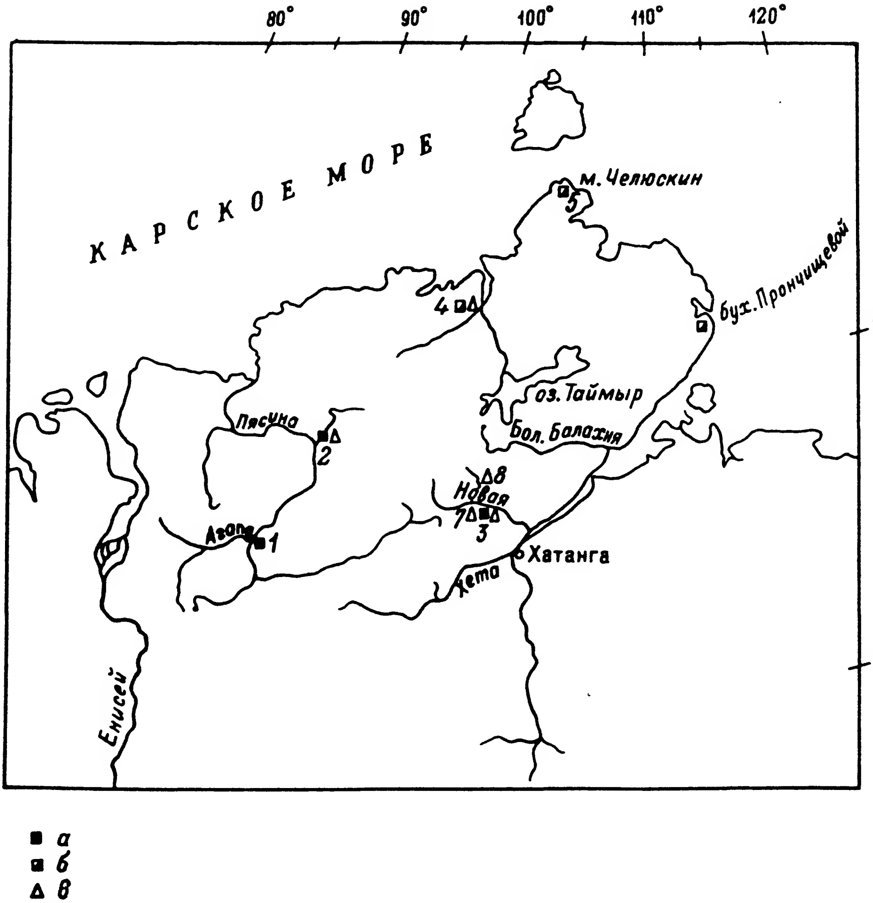


Рис. 1. Местоположение стационаров (*а*), полустационаров (*б*) БИН АН СССР и районов комплексных палеобиоценологических исследований (*в*) на Таймыре.

1 — «Агапа», *2* — «Тарея», *3* — Ары-Мас, *4* — Шренк, *5* — мыс Челюскин, *6* — бухта Марии Прончищевой, *7* — р. Большая Лесная Рассоха, *8* — р. Захарова Рассоха.

собранных ими материалов составили очерки растительного покрова районов их исследований. Л. Н. Тюлина (1937), кроме общего описания растительности, большое внимание уделила динамике северной границы леса в бассейне р. Хатанга.

В 1946—1948 гг. Таймырская комплексная экспедиция Арктического института провела стационарные и полустационарные исследования на центральном Таймыре. Экспедицией АН СССР и Главсевморпути за таймырским мамонтом (1948 г.) была также предпринята попытка комплексного исследования природы тундры. Однако тогда не все компоненты тундровых биогеоценозов были охвачены изучением.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) осуществляет на Таймыре комплексные биогеоценологические исследования с 1965 г. Они начались на стационаре «Тарея» в подзоне типичных тундр (рис. 1) и в течение ряда лет проводились в плане Международной биологической программы. С 1969 г. в бассейне р. Новая на самом северном пределе лесов начал действовать стационар «Ары-Мас». В 1972—1974 гг. были проведены полустационарные исследования на мысе Челюскин и в окрестностях бухты Марии Прончищевой.[1]

---

[1] Результаты этих исследований опубликованы в пяти сборниках и многочисленных статьях сотрудников Ботанического института АН СССР и других учреждений страны, принимавших участие в исследованиях на Таймыре (см. список литературы).

Организатор и научный руководитель стационара «Тарея» Б. А. Тихомиров считал, что одной из важнейших задач изучения природы Крайнего Севера «является развитие палеобиоценологических исследований» (Тихомиров, 1971 : 14). С учетом этой установки и были составлены программы работ для стационаров «Тарея» и «Ары-Мас».

Фитоценоз — автотрофная основа биогеоценоза, на него, как на стержень, нанизываются различные компоненты. Структура растительности, согласно Тихомирову (1971), определяет распределение компонентов биогеоценоза — поступление тепла в почву, размещение беспозвоночных, гнезд птиц и прочее, продуктивность биогеоценозов и важнейшие процессы в них, начиная с утилизации солнечной энергии автотрофными растениями и кончая редукцией органического вещества до минеральных соединений. Фитоценоз, образно говоря, отражает, как зеркало, систему тех сложных отношений, которые существуют и существовали в прошлом между растениями и почвой, растениями и животными, отношения между атмосферными явлениями и микроклиматом, который фитоценоз создает или создавал внутри себя. В связи с этим реконструированные фитоценозы, палеофитоценозы с определенной степенью достоверности отражают функционирование всех тех сложных палеоэкосистем, которые фиксируются в отложениях органогенных и минеральных пород. Познание этих палеоэкосистем может быть достигнуто только в результате комплексных исследований — литологических, палеогеоморфологических, палеоботанических, палеофаунистических и др. Определение абсолютного возраста органогенных толщ дает возможность датировать время накопления последних и, таким образом, проследить становление и динамику тех или иных биогеоценозов [2] во времени и пространстве.

На огромной территории п-ова Таймыр (820 тыс. км^2) господствуют тундровые биогеоценозы — южных, типичных и арктических тундр; и только на мысе Челюскин небольшие площади занимают биогеоценозы полярнопустынного типа (Геоботаническая ..., 1954; Александрова, 1977; Матвеева, 1979б). Северная граница леса и изотерма +12 °С, практически совпадая в своих очертаниях, как бы ограничивают Таймырский п-ов с юга (Физико-географический ..., 1964).

Уже первые исследователи, посетившие Таймыр, — А. Ф. Миддендорф, А. И. Толмачев, Н. Н. Урванцев, Л. Н. Тюлина и другие обратили внимание на то, что в различных районах этого ныне безлесного края встречаются остатки древесной растительности в виде пней, стволов, ветвей как непосредственно в тундре, так и в отложениях речных террас. Еще Миддендорф (1867), вернувшись из путешествия по северу Сибири, констатировал, что «допотопное дерево» чаще всего встречается в бассейне р. Новая. На левом песчаном берегу этой реки, напротив впадения в нее р. Куропашки, им была обнаружена «ископаемая роща», которая потом была описана Л. Н. Тюлиной (1937). В 1971 г. Ж. М. Белорусова и Н. В. Ловелиус вновь посетили эту «ископаемую рощу». Обследовав ее, они насчитали более 300 единиц остатков деревьев — пней 20—50 см диам., а также длинных и толстых распластанных корней. Методом радиоуглеродного анализа было установлено, что время существования этой «ископаемой рощи» относится к климатическому оптимуму голоцена, о чем свидетельствует ^{14}C дата — 5970±70 лет, полученная по одному из отобранных там пней (Белорусова, Украинцева, 1980).

Необходимо отметить, что еще совсем недавно для огромной территории Таймыра было известно лишь несколько работ, в которых более или менее детально были освещены вопросы истории растительности некоторых районов этого региона. В результате исследований, проведенных в течение последних 10—12 лет, наши знания по этому вопросу значительно пополнились, но тем не менее еще много предстоит сделать.

---

[2] Биогеоценозы в данном случае мы понимаем более широко: как тундровые, лесные и болотные ландшафты.

В соответствии с программой стационара «Ары-Мас» наиболее полно палеобиоценологическими исследованиями был охвачен бассейн р. Новая и ее притоков — Захаровой Рассохи и Большой Лесной Рассохи (рис. 1, *7*, *8*). Этот район, расположенный в центре Северо-Сибирской низменности, длительное время, как установлено (Белорусова, Украинцева, 1980; Исаева и др., 1980), развивался в континентальном режиме. В периоды оледенений как зырянского, так и сартанского, он оставался свободным от ледников, которые спускались с гор Бырранга и Путорана, но не смыкались в центре Северо-Сибирской низменности (Белорусова, Украинцева, 1980; Исаева и др., 1980; Украинцева и др., 1981). В период каргинской трансгрессии, даже в ее максимум, территории бассейна р. Новая не затоплялись морскими водами (Андреева, 1980; Белорусова, Украинцева, 1980). Таким образом, этот регион довольно продолжительное время, по крайней мере в течение последних 55—60 тыс. лет, был своего рода рефугиумом генофонда растений и животных в экстремальные этапы развития природной среды Таймыра. Именно в связи с этим в бассейне р. Новая обнаружено несколько обнажений позднеплейстоценового возраста, в отложениях которых запечатлена история природной среды этого региона. По результатам исследований этих нескольких обнажений и торфяников (Культина и др., 1974; Мироненко, Савина, 1975; Белорусова, Украинцева, 1980; Украинцева и др., 1981), а также по результатам исследований плейстоценовых и голоценовых отложений из некоторых других районов Таймыра (Заклинская, 1954; Данилов и др., 1971; Андреева, 1980; Никольская, 1980; Никольская и др., 1980; Белорусова и др., 1987) представляется возможным проследить становление и историю биогеоценозов Таймыра за последние 55 тыс. лет (см. таблицу-вклейку) на фоне глобальных изменений климата (Кинд, 1973).

Палеобиогеоценозы полярнопустынного типа в бассейне р. Новая существовали в зырянское время, что достоверно установлено палинологическими данными, геолого-геоморфологическим анализом территории и радиометрическими данными (Украинцева и др., 1981). По своему характеру они были аналогичны или близки современным полярным пустыням мыса Челюскин (Матвеева, 1979б). Исследованная территория представляла собой тогда пространства, местами либо совсем лишенные растительного покрова, либо последний был настолько разрежен, что приток пыльцы и спор, продуцируемых отдельными растениями в породы, на которых они произрастали, был исключительно низким. Грунты, слабо задернованные или совсем лишенные растений, легко подвергались денудации в летние сезоны, когда активизировалось таяние снега и самих вечномерзлых грунтов. Об этом со всей очевидностью свидетельствует высокий процент (59—92 %) пыльцы и спор, переотложенных из более древних (мезозой—неогенового возраста) пород (рис. 2, слои *1*—*3*).

Покрытие грунтов растениями в современных полярных пустынях мыса Челюскин, по данным Н. В. Матвеевой (1979б), колеблется от 0 до 15 %. Причем в сложении растительного покрова участвует не более 10 видов цветковых растений и 5—12 видов мхов. Бедность флоры цветковых и мхов обусловлена, несомненно, исключительно суровым климатом (рис. 3). Климатограмма показывает, что на теплую часть года в этом районе приходятся лишь июль и август, имеющие положительные среднемесячные температуры +1.5° и 0.8° соответственно;[3] сумма положительных температур за июль и август составляет всего +45.6° (рис. 3, *А*). На эти же два месяца приходится наибольшее количество осадков — 27.7 % от годовой суммы. Анализ климатограммы позволяет сделать вывод, что в полярных пустынях главными факторами, лимитирующими развитие растений, их расселение и формирование устойчивого растительного покрова

---

[3] Безморозный период фактически отсутствует, так как температура в летний период нередко падает ниже 0 °С.

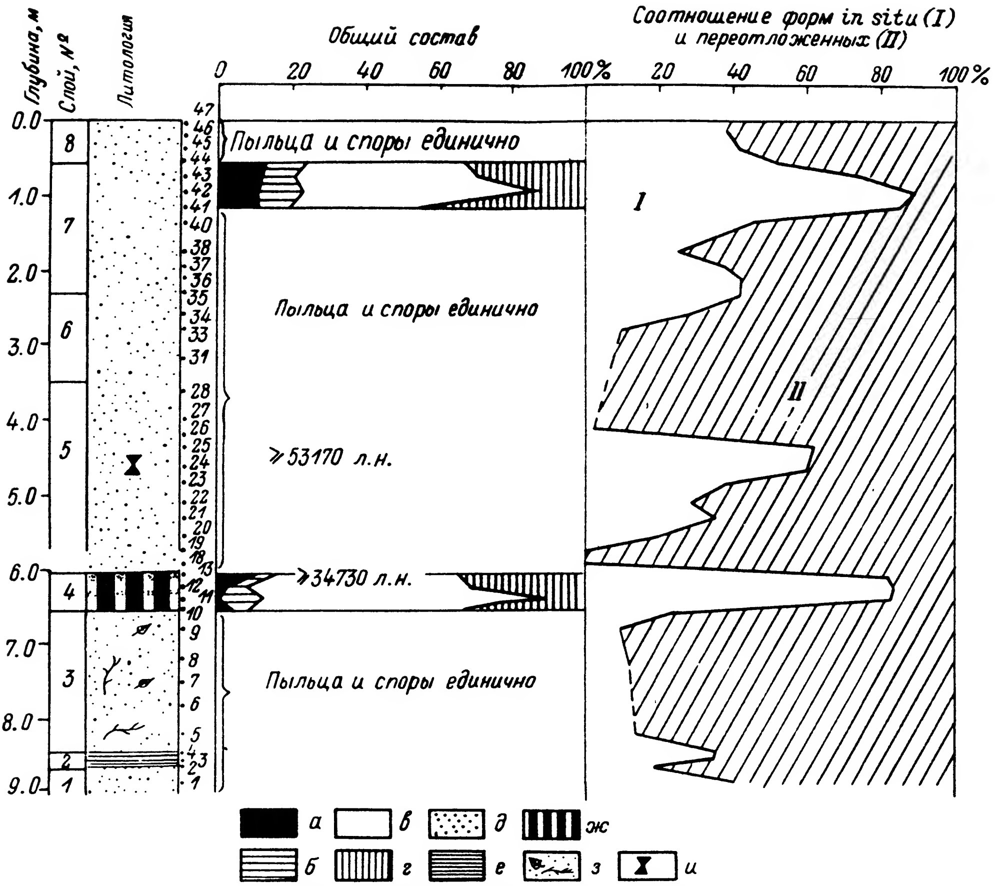


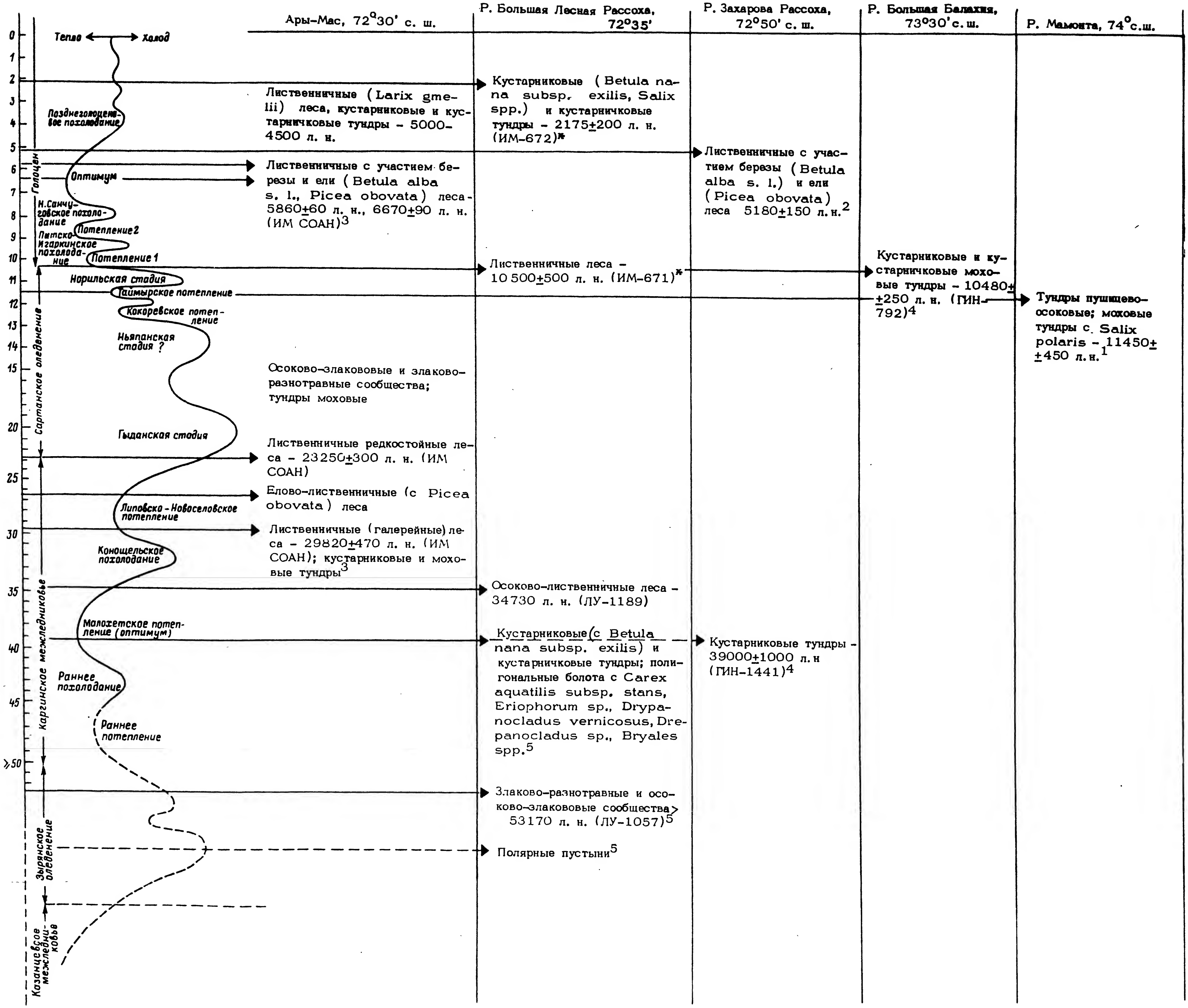
Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма верхнеплейстоценовых отложений в 15 км от устья р. Большая Лесная Рассоха.

а — пыльца деревьев, *б* — пыльца кустарников и кустарничков, *в* — пыльца трав и мелких кустарничков, *г* — споры споровых растений, *д* — песок, *е* — глина, *ж* — торф, *з* — растительные остатки, *и* — место погребения остатков мамонта.

является очень низкая тепловлагообеспеченность и обилие осадков в период вегетации.

В зырянское время, т. е. около 55 тыс. лет назад, климат, аналогичный современному климату мыса Челюскин, был характерен для районов современной Северо-Сибирской низменности и, в частности, для бассейна р. Новая и ее притока Большая Лесная Рассоха, где в это время получали распространение полярные пустыни, что было обусловлено исключительно суровыми климатическими условиями этих районов в связи с оледенением гор Бырранга и Путорана. Эти наши новые данные хорошо согласуются с данными С. А. Архипова и др. (1977), которые свидетельствуют, что в этот же период, т. е. около 55 тыс. лет назад, значительно юго-западнее, в Приобье, на широте современного Салехарда (64°30′ с.ш.), на территориях, свободных от ледников, были распространены арктические тундры.

В послезырянское время в центре Северо-Сибирской низменности и на сопредельных территориях получают распространение злаково-разнотравные и осоково-злаковые фитоценозы, которые служили пастбищами для мамонтов и других растениеядных животных (позднеплейстоценовые лошади, бизоны), проникавших тогда в эти районы Таймыра в связи с начавшимся общепланетарным потеплением. В бассейне р. Новая и ее притока Большой Лесной Рассохи такого рода



Ары-Мас, 72°30′ с. ш.

Лиственничные (Larix gmelinii) леса, кустарниковые и кустарничковые тундры – 5000–4500 л. н.

Лиственничные с участием березы и ели (Betula alba s. l., Picea obovata) леса – 5860±60 л. н., 6670±90 л. н. (ИМ СОАН)[3]

Осоково-злаковые и злаково-разнотравные сообщества; тундры моховые

Лиственничные редкостойные леса – 23250±300 л. н. (ИМ СОАН)

Елово-лиственничные (с Picea obovata) леса

Лиственничные (галерейные) леса – 29820±470 л. н. (ИМ СОАН); кустарниковые и моховые тундры[3]

Р. Большая Лесная Рассоха, 72°35′

Кустарниковые (Betula nana subsp. exilis, Salix spp.) и кустарничковые тундры – 2175±200 л. н. (ИМ-672)*

Лиственничные леса – 10 500±500 л. н. (ИМ-671)*

Осоково-лиственничные леса – 34730 л. н. (ЛУ-1189)

Кустарниковые (с Betula nana subsp. exilis) и кустарничковые тундры; полигональные болота с Carex aquatilis subsp. stans, Eriophorum sp., Drypanocladus vernicosus, Drepanocladus sp., Bryales spp.[5]

Злаково-разнотравные и осоково-злаковые сообщества > 53170 л. н. (ЛУ-1057)[5]

Полярные пустыни[5]

Р. Захарова Рассоха, 72°50′ с. ш.

Лиственничные с участием березы (Betula alba s. l.) и ели (Picea obovata) леса 5180±150 л. н.[2]

Кустарниковые тундры – 39000±1000 л. н (ГИН-1441)[4]

Р. Большая Балахня, 73°30′ с. ш.

Кустарниковые и кустарничковые моховые тундры – 10480±250 л. н. (ГИН-792)[4]

Р. Мамонта, 74°с.ш.

Тундры пушицево-осоковые; моховые тундры с Salix polaris – 11450±450 л. н.[1]

Таблица. Принципиальная схема изменений растительности Таймыра в позднем плейстоцене и голоцене на фоне изменений климата. Климатическая кривая дана по Н. В. Кинд (1973).

1) Е. Д. Заклинская, 1954; 2) В. В. Культина и др., 1974; 3) Ж. М. Белорусова, В. В. Украинцева, 1980; 4) М. В. Никольская, 1980; 5) В. В. Украинцева и др., 1981. *Дата получена в Институте мерзлотоведения СО АН СССР (Якутск) В. В. Костюкевичем по пню лиственницы, обнаруженному автором на поверхности II надпойменной террасы р. Большая Лесная Рассоха в 15 км от ее устья. **Дата получена в Институте мерзлотоведения СО АН СССР по корням и ветвям, отобранным автором из отложений I надпойменной террасы р. Большая Лесная Рассоха.

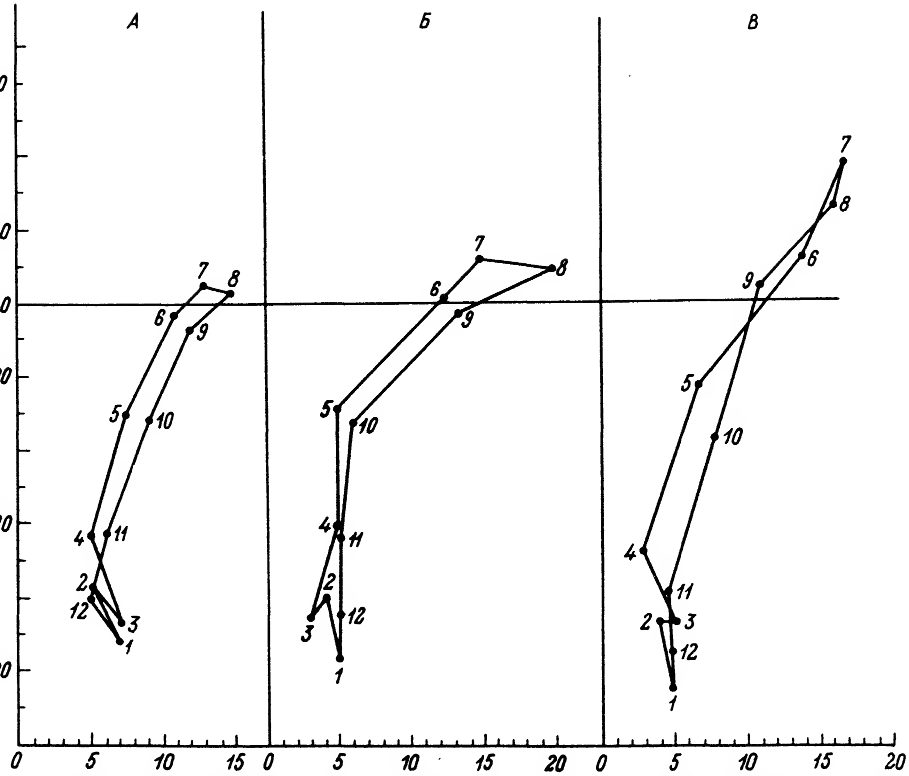


Рис. 3. Климатограмма, характеризующая годовой ход тепло- и влагообеспеченности некоторых районов Таймыра.

А — окрестности мыса Челюскин, *Б* — окрестности бухты Марии Прончищевой, *В* — окрестности пос. Хатанга. *На оси абсцисс* — осадки в процентах от суммы за год; *на оси ординат* — суммы положительных и отрицательных температур. *1—12* — месяцы.

фитоценозы с участием в травостоях *Poa* sp., *Poaceae, Cyperaceae, Polygonum bistorta, Rumex arcticus, Caryophyllaceae, Papaver* sp., *Ranunculaceae, Hedysarum hedysaroides, Valeriana capitata, Artemisia* spp., *Asteraceae* и др. были распространены более 53 170 лет назад.[4] Кустарники *Betula nana* s. l. и *Alnus fruticosa* в составе растительного покрова этого региона в то время большой роли еще не играли, о чем свидетельствуют единичные пыльцевые зерна этих растений в палинологических спектрах отложений III надпойменной террасы р. Большая Лесная Рассоха, вмещавших остатки мамонта (Украинцева и др., 1981). В бассейне р. Захарова Рассоха (Никольская, 1980) злаково-осоковые сообщества с участием *Kobresia* sp., *Cyperaceae, Poaceae, Artemisia* sp. и др. существовали более 48 тыс. лет тому назад.

Валиково-полигональные болота в бассейне р. Новая начали формироваться, вероятно, ранее 35 тыс. лет назад, в период образования нижней части маркирующего горизонта торфа, вскрывшегося на левом берегу р. Большая Лесная Рассоха в 15 км от ее устья (рис. 2). Судить об этом дает возможность ^{14}C дата — 34 730 лет (ЛУ-1189), полученная по образцу торфа, отобранному из кровли торфяной залежи, мощность которой составляет 45 см. На образование ее потребовалось не менее 450—500 лет, если принять, что скорость накопления торфов в тот период составляла не более 1 мм в год.[5] Макроостатки видов, участвовавших в формировании фитоценозов того времени (*Carex aquatilis* subsp. *stans, Eriophorum* sp., *Drepanocladus vernicosus, Drepanocladus* sp.), установлены М. С. Боч на основании ботанического анализа этой торфяной толщи (Украинцева и др., 1981). Причем на начальных этапах ее образования состав как цветковых растений, так и мхов был беднее состава растений, формирующих современные валико-полигональные болота в этом районе. Даже мхи, слагающие моховой ярус, были представлены тогда не более чем тремя видами, что подтверждает как состав макроостатков, так и состав спор. Кустарниковые и кустарничковые тундры, преобладающие в этом районе в настоящее время (Украинцева, Кожевников, 1981), на начальных этапах образования этой торфяной залежи большой роли в составе растительного покрова еще не играли и были представлены, вероятно, фрагментарно́ в подходящих для них эдафических условиях. Более широкое распространение они получали в период формирования средней части торфяной залежи (рис. 2). На завершающем этапе ее образования — 34 730 лет назад — в бассейне р. Новая уже получили распространение осоково-лиственничные, вероятно, из *Larix gmelinii* леса. Ни ель, ни тем более кедр сибирский в состав лесов того периода не входили; северные границы распространения этих деревьев, вероятно, были близки их современным северным границам, о чем свидетельствуют лишь единичные, несомненно дальнезаносные, пыльцевые зерна этих видов в составе спектра образца № 13 (рис. 2). Тем не менее климат в период образования верхней части торфяной залежи, т. е. около 35 тыс. лет назад, в бассейне р. Большая Лесная Рассоха и на сопредельных территориях был несколько теплее современного или близок современному климату урочища Ары-Мас, поскольку леса, хотя и монодоминантные, достигали ныне безлесного района, а возможно, простирались и севернее. В этом урочище представлены все основные типы растительного покрова, характерные для Прихатангского района Южного Таймыра: лиственничные редколесья и редины, нанополигональные морозно-трещиноватые пятнистые кустарничковые и осоковые тундры, ивняковые и ерниковые тундры, валиково-полигональные болота. Осоковые лиственничные редколесья имеют здесь довольно ограниченное распространение, занимая пологие (1—3°) склоны северных экспозиций. Сомкнутость крон древесного яруса 0.15—0.20, средняя высота деревьев 4—5 м, средний диаметр 6—10 см. Кустарниковый ярус почти не развит в осоковых гилокомиево-аулокомниевых лиственничных редколесьях, либо развит достаточно (сомкнутость 0.4—0.8) и состоит из *Betula nana* subsp. *exilis, Salix reptans, S. hastata, S. pulchra*, иногда с участием *Alnus fruticosa* и *Ledum decumbens* в осоково-томентгипновых лиственничных редколесьях (Норин, 1978).

---

[4] Дата получена по обрывку кожи мамонта, остатки которого были обнаружены в отложениях III надпойменной террасы р. Большая Лесная Рассоха в 1977 г.

Климатические условия этого самого северного на Земле лесного массива могут быть охарактеризованы данными метеостанции пос. Хатанга в связи с незначительной удаленностью ее от урочища Ары-Мас. По многолетним данным этой метеостанции, среднегодовая температура в ее окрестностях составляет —13.4°; средняя температура июля — самого теплого месяца достигает +12.3°. На июль приходится и наибольшее количество осадков — 17.3 % от годовой суммы (348 мм) в этом районе. Сумма положительных температур за безморозный период составляет +837.1° и меняется в диапазоне от +132.0° в июне до +45.0° в сентябре, достигая +381.3° в июле. Почти «взрывной» характер прироста лиственницы в высоту, установленный Н. В. Ловелиусом (1979) на самом северном пределе ее ареала, приходится именно на вторую половину июля, когда сумма положительных температур достигает своего максимума, а затем резко идет на спад в августе и сентябре (рис. 3). Приведенная климатограмма наглядно характеризует условия, необходимые и достаточные для произрастания монодоминантных лиственничных лесов на самом северном пределе их распространения с характерными для них флорами сосудистых растений (Варгина, 1978), листостебельных мхов (Афонина, 1978), печеночных мхов (Жукова, 1978), почвами (Игнатенко, 1978) и динамикой оттаивания последних в течение летних сезонов (Ловелиус, 1979). Есть все основания полагать, исходя из состава палеофлор и характера палеорастительности, что аналогичным и близким типом климатограмм могут быть охарактеризованы биогеоценозы монодоминантных лиственничных лесов и редколесий, существовавших в различных районах Таймыра на определенных этапах плейстоцена и голоцена (см. таблицу). В климатический оптимум голоцена лиственница достигала почти современного северного побережья п-ова Таймыр, о чем свидетельствуют ее остатки — пни и стволы, находимые в тундре и в отложениях речных террас (Мирошников, 1958; Сулержицкий, 1976) и палинологические данные (Бердовская и др., 1970). Видовая принадлежность этих остатков, насколько мне известно, пока не установлена. Однако, учитывая экологические особенности лиственниц (Бобров, 1978; Ловелиус, 1979), можно полагать, что именно лиственница Гмелина в климатический оптимум голоцена достигала почти самых северных окраин современного п-ова Таймыр.

---

[5] Установлено, что формирование нижних толщ голоценовых торфяников в бассейне р. Новая шло со скоростью 1 мм в год (Белорусова, Украинцева, 1980).

Что касается ели и березы древовидной (*Betula alba* s. l.), то палинологическими данными установлено, что в течение последних 50—55 тыс. лет эти древесные породы входили в состав лесов Таймыра на двух этапах развития его природной среды — в каргинский межледниковый интервал и климатический оптимум голоцена (Тюлина, 1937; Бердовская и др., 1970; Данилов и др., 1971; Культина и др., 1974; Мироненко, Савина, 1975; Белорусова, Украинцева, 1980; Никольская, 1980; Никольская и др., 1980; Украинцева и др., 1981; Егоров, Хомутова, 1985; Белорусова и др., 1987). Причем в определенные интервалы каргинского межледниковья ель, вероятно, была содоминантом в составе лесов и даже доминировала в более подходящих для нее эдафических условиях, что было обусловлено общей палеогеографической обстановкой тех периодов (Андреева, 1980). В климатический оптимум голоцена фитоценотическая роль ели снижается, о чем свидетельствует сокращение количества ее пыльцы в составе палинологических спектров, датируемых климатическим оптимумом (Белорусова, Украинцева, 1980). Ухудшение климатических условий в конце голоцена привело к выпадению из состава лесов сначала ели, как породы более требовательной к теплу, влаге, почвам, а затем и березы древовидной, кору которой находила еще Л. Н. Тюлина (1937) в отложениях береговых обрывов р. Новой.

Статью эту я посвящаю светлой памяти заслуженного деятеля науки, профессора Бориса Анатольевича Тихомирова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Андреева С. М.* Северосибирская низменность в каргинское время. Палеогеография, радиоуглеродная хронология // Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1980. С. 183—191. — *Архипов С. А., Вотах Р. М., Гольберт А. В., Гудина В. И., Довгель Л. А., Юдкевич А. И.* Последнее оледенение в нижнем Приобье. Новосибирск: Наука, 1977. 213 с. — *Афонина О. М.* Флора листостебельных мхов // Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. Л.: Наука, 1978. С. 87—97. — *Белорусова Ж. М., Украинцева В. В.* Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена бассейна реки Новой на Таймыре // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 3. С. 368—379. — *Белорусова Ж. М., Ловелиус Н. В., Украинцева В. В.* Региональные особенности изменений природы Таймыра в голоцене // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 610—618. — *Бердовская Г. Н., Гей Н. А., Макеев В. М.* Палеогеография Северо-Восточного Таймыра в четвертичное время (по геологическим и палинологическим данным) // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. С. 440—446. — *Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР.

Л.: Наука, 1978. 186 с. — *Варгина Н. Е.* Флора сосудистых растений // Ары-Мас. Л.: Наука, 1978. С. 65—86. — *Геоботаническая* карта СССР, 1 : 4 000 000. М.: ГУГК, 1954. — *Данилов И. Д., Попов А. И., Смирнова Т. И.* Геолого-геоморфологическое и мерзлотное строение района Таймырского стационара (устье Тареи) // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971. С. 17—34. — *Егоров А. Н., Хомутова В. И.* Изменение природных условий оз. Таймыр по данным комплексного анализа колонок донных отложений // География озер Таймыра. Л.: Наука, 1985. С. 131—137. — *Жукова А. Л.* Флора печеночных мхов // Ары-Мас. Л.: Наука, 1978. С. 97—101. — *Игнатенко И. В.* Почвенный покров // Ары-Мас. Л.: Наука, 1978. С. 30—64. — *Заклинская Е. Д.* К вопросу о растительном покрове в эпоху жизни и гибели таймырского мамонта // ДАН СССР. 1954. Т. 98, № 3. С. 171—174. — *Исаева Л. Л., Кинд Н. В., Андреева С. М.* и др. Геохронология и палеогеография позднего плейстоцена Северосибирской низменности по радиоуглеродным данным // Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1980. С. 191—197. — *Кинд Н. В.* Хронология позднего антропогена по радиометрическим данным // Стратиграфия. Палеонтология. Т. 4. М.: ВИНИТИ, 1973. С. 5—48. — *Культина В. В., Ловелиус Н. В., Костюкевич В. В.* Палинологическое и геохронологическое исследование голоценовых отложений в бассейне реки Новой на Таймыре // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 9. С. 1310—1316. — *Ловелиус Н. В.* Снежный покров и мерзлота // Ары-Мас. Л.: Наука, 1978. С. 21—30. — *Ловелиус Н. В.* Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л.: Наука, 1979. 203 с. — *Матвеева Н. В.* Флора и растительность бухты Марии Прончищевой // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979а. С. 78—108. — *Матвеева Н. В.* Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979б. С. 5—27. — *Миддендорф А. Ф.* Путешествие на север и восток Сибири, IV. 1867. — *Мироненко О. Н., Савина Л. Н.* К истории лесной растительности Средней Сибири на ее северном пределе // История лесов Сибири в голоцене. Красноярск, 1975. С. 37—59. — *Мирошников Л. Д.* Остатки древней лесной растительности на Таймырском полуострове // Природа. 1958. № 2. С. 106—107. — *Никольская М. В.* Палеоботаническая характеристика верхнеплейстоценовых и голоценовых отложений Таймыра // Палеопалинология Сибири. М.: Наука, 1980. С. 97—110. — *Никольская М. В., Кинд Н. В., Сулержицкий Л. Д., Черкасова М. Н.* Геохронология и палеофитологические характеристики голоцена Таймыра // Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1980. С. 176—182. — *Норин Б. Н.* Растительный покров урочища Ары-Мас // Ары-Мас. Л.: Наука, 1978. С. 124—133. — *Поле Р. Р.* Программа для ботанико-географического исследования тундры // Программы для ботанико-географических исследований, 2. СПб, 1910. 37 с. — *Сукачев В. Н.* К вопросу о ближайших задачах изучения растительности Кольского полуострова // Работы Кольского почвенно-ботанического отряда северной научно-промысловой экспедиции, 1. Пгр., 1921. 26 с. — *Сулержицкий Л. Д.* Радиоуглеродный метод и динамика распространения голоценовых лесов в тундровой зоне // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 146—149. — *Тихомиров Б. А.* Современное состояние растительного покрова Крайнего Севера и очередные проблемы его изучения // Бот. журн. 1955. Т. 42, № 5. С. 508—527. — *Тихомиров Б. А.* К характеристике растительного покрова эпохи мамонта на Таймыре // Бот. журн. 1950. Т. 35, № 5. С. 482—497. — *Тихомиров Б. А.* Основные проблемы и задачи биогеоценологического изучения тундры // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971. С. 7—15. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела // Тр. АНИИ. 1937. Т. 63. С. 83—180. — *Украинцева В. В., Арсланов Х. А., Белорусова Ж. М., Боч М. С.* Растительность и природные условия реки Большой Лесной Рассохи в верхнем плейстоцене (в связи с находкой мамонта) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 10. С. 1444—1453. — *Украинцева В. В., Кожевников Ю. П.* Растительный покров района находки таймырского мамонта (юго-восточный Таймыр, река Большая Лесная Рассоха) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 7. С. 978—992. — *Физико-географический* атлас мира. М.: ГУГК, 1964. 208 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 4 V 1990

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.949.1
© 1991 г.

А. Л. Буданцев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *NEPETA* (*LAMIACEAE*). СЕКЦИИ *CAPITULIFERAE* И *DENUDATAE*

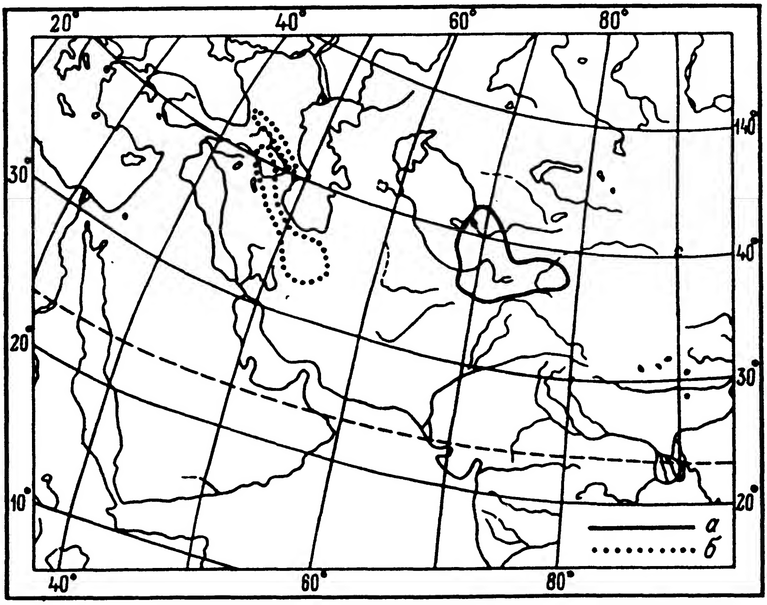
A. L. BUDANTZEV. A SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE GENUS *NEPETA* (*LAMIACEAE*). THE SECTIONS *CAPITULIFERAE* AND *DENUDATAE*

Представлен систематический обзор (ключи для определения и аннотированные списки) видов секции *Capituliferae* и секции *Denudatae* рода *Nepeta*.

Анализируя состав секции *Capituliferae* (Benth.) Pojark. рода *Nepeta* L. в объеме, принятом K. H. Rechinger (1982), мы пришли к выводу о его разнородности. Географически секция распадается на 2 комплекса: иранский (*Nepeta prostrata* Benth., *N. lasiocephala* Benth., *N. cephalotes* Boiss. и др.) и памироалайско-гиндукушский, куда входят *N. olgae* Regel, *N. floccosa* Benth. и близкие к ним виды. Для иранских видов характерна чашечка с прямой трубкой, в зеве скошенная; соцветия плотные, головчатые или яйцевидные (*N. cephalotes*, *N. eremokosmos* Rech. f., *N. lasiocephala*, *N. gloeocephala* Rech. f., *N. monocephala* Rech. f.) или рыхлые, составленные малоцветковыми полузонтиками (*N. prostrata* Benth.). У другой группы видов чашечка с согнутой трубкой, в зеве прямая или скошенная; ложные мутовки сидячие или на коротких ножках, образующие продолговатые соцветия (*N. olgae*, *N. ladanolens* Lipsky), или на длинных цветоносах с образованием редких кистевидных соцветий (*N. floccosa*, *N. badachschanica* Kudr., *N. alii* Jehan).

Ряд иранских видов, которые Rechinger (1982) рассматривал в составе секции *Capituliferae*, мы выделяем в секцию *Denudatae* (Brig.) A. Budantz. К ней относится также *N. denudata* Benth., который Rechinger поместил в секцию *Psilonepeta* Benth. Морфологически *N. denudata* близок к *N. cephalotes*, отличаясь рыхлыми малоцветковыми полузонтиками. Большинство же остальных видов секции *Psilonepeta* sensu Rech. f. отличаются от других котовников кольцом волосков внутри трубки чашечки и «перевернутым» венчиком, что характерно для рода *Lophanthus* Adans. В состав секции *Denudatae* входит и кавказский вид *N. supina* Stev., который ранее (Пояркова, 1954) рассматривался среди видов секции *Spicatae* (Benth.) Pojark. Однако от представителей последней *N. supina* отличается формой чашечки и венчика.

Ареал секции *Denudatae* ограничен Кавказом, горами Загроса, Эльбурса и хребтом Кухруд (см. рисунок, *б*). В полупустынных предгорных районах внутри этого ареала встречаются *N. denudata*, *N. cephalotes* и *N. prostrata*, а в высокогорьях — *N. shahmirzadensis* Assadi et Jamzad, *N. gloeocephala*, *N. monocephala*, *N. lasiocephala* и *N. supina*. Виды секции *Capituliferae* распространены в горной Средней Азии (преимущественно в Памиро-Алае), центральных, восточных и северо-восточных районах Гиндукуша, Западных Гималаях и на западе Тибета (см. рисунок, *а*). Эта секция составлена главным образом высокогорными



Ареалы секций.

а — Capituliferae, б — Denudatae.

петрофитными видами, за исключением *N. olgae* и *N. badachschanica*, которые, как правило, не поднимаются выше 2000 м над ур. м.

Sect. *Capituliferae* (Benth.) Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 334; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 131, p. p. — Sect. *Pycnonepeta* § *Capituliferae* Benth. 1848, in DC. Prodr. 12 : 379, p. p.

Лектотип: *N. floccosa* Benth.

Соцветия продолговатые или кистевидные, разветвленные, ложные мутовки сидячие или на коротких и длинных ножках. Прицветники линейно-ланцетные, короче чашечки. Чашечка с согнутой трубкой, в зеве прямая или скошенная, почти двугубая; зубцы треугольно-ланцетные, заостренные; венчик фиолетовый, лиловый, розоватый; трубка заключена в чашечку или длиннее ее. Эремы морщинистые. Многолетние травы, стебли ветвистые от основания.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И ПОДВИДОВ СЕКЦИИ *CAPITULIFERAE*

1. Соцветия продолговатые, неразветвленные, ложные мутовки сближенные или в нижней части соцветия расставленные, сидячие или на коротких (до 1 см дл.) ножках . . . . 2.
+ Соцветия разветвленные, кистевидные, ложные мутовки на длинных (3—10 см дл.) ножках . . . . 3.
2. Листья снизу серовато-зеленые, коротко войлочно опушенные, венчик на 1—3 мм длиннее чашечки . . . . 2. *N. ladanolens*.
+ Листья снизу сероватые или беловатые, длинно и плотно войлочно опушенные, венчик в 1.5—2 раза длиннее чашечки . . . . 1. *N. olgae*.
3. Листья городчатые, в основании клиновидные, стебли более или менее равномерно облиственные . . . . 3. *N. badachschanica*.
+ Листья зубчатые, в основании сердцевидные или округлые, стебли облиственные главным образом в основании . . . . 4.
4. Черешки нижних листьев длиннее пластинки, трубка венчика короче чашечки . . . . 4. *N. floccosa*.

+ Черешки нижних листьев короче пластинки, труба венчика длиннее чашечки . . . . 5. *N. alii.*

Subsect. 1. *Apodocephalae* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 519.

Ложные мутовки сидячие или на коротких ножках, соцветия продолговатые.

Тип: *N. ladanolens* Lipsky.

1. *N. olgae* Regel, 1882, Изв. общ. люб. ест., антроп. и этногр. 34, 2 : 65; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 339; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 106; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 140; Цукерв. 1987, Опр. раст. Ср. Азии, 9 : 53.

Тип: Памиро-Алай «prope Ura-tube, 30 V 1870, O. Fedtschenko» (LE!).

На каменистых склонах и осыпях, скалах, выходах сланцев и песчаников, от предгорий до 2000 м над ур. м.

Распространение. СССР: Средн. Азия (Зап. Тянь-Шань, Памиро-Алай); Афганистан (Бактрийская равнина, Гиндукуш).

2. *N. ladanolens* Lipsky, 1904, Тр Бот. сада, 23 : 235; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 338; Цукерв. 1987, Опр. раст. Ср. Азии, 9 : 52.

Тип: «Buchara, prov. Darwaz, in descensu fauc. Odudi, in rupestribus angust. Obi-Mortaun, 6000—8000 ft., 11 VIII 1901, N 3711, Alexeenko» (LE!).

На каменистых склонах, осыпях, скалах, 2000—2100 м над ур. м.

Распространение. СССР: Средн. Азия (Памиро-Алай).

Subsect. 2. *Podocephalae* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 518.

Полумутовки на длинных цветоносах, соцветия разветвленные.

Тип: *N. floccosa* Benth.

3. *N. badachschanica* Kudr. 1947, Бот. материалы (Ташкент), 9 : 18; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 337; Цукерв. 1987, Опр. раст. Ср. Азии, 9 : 52.

Тип: «Памир, дорога из Мотраун в Хей-хак (р. Пяндж, между притоками Язгулем и Ванч), на скале под оврагами по берегу р. Пяндж, 1240 м над ур. м., 24 IX 1932, N 1240, Н. П. Горбунов» (LE!).

На каменистых склонах и скалах, 1200—1600 м над ур. м.

Распространение. СССР: Средн. Азия (Зап. Памир).

4. *N. floccosa* Benth. 1835, Lab. Gen. Sp. : 736; Hook. f. 1885, Fl. Brit. Ind. 4 : 662; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 105; Stewart, 1972, Ann. Cat. Vasc. Pl. West. Pakist. : 621; Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 284; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 136; Цукерв. 1987, Опр. раст. Ср. Азии, 9 : 52. — *N. yantina* Franch. 1897, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), 3 : 324; Черн. 1970, Раст. Центр. Азии, 5 : 37; Huang, 1977, l. c. : 284. — *N. kunlunschanica* C. Y. Yang et B. Wang, 1987, Bull. Bot. Res. 7, 1 : 97.

Тип: Кашмир «In India septemtrionalis lapidosis inter Nako et Chango, N 1921, Jacquemont» (K).

1. Стебли и черешки листьев войлочно опушенные с примесью сидячих железок . . . . 4a. *N. floccosa* subsp. *floccosa.*

+ Стебли и черешки листьев густо опушены железистыми волосками и редкими сидячими железками . . . . . . 4b. *N. floccosa* subsp. *pseudofloccosa.*

a) subsp. *floccosa.*

На осыпях и каменистых склонах, 2400—3800 м над ур. м.

Распространение. СССР: Средн. Азия (Зап. Памир); Афганистан (Гиндукуш); Пакистан (Читрал, Куррам); Индия (Кашмир); Китай (Синцзян).

N. kunlunschanica, описанная из Синцзяна: «Hotan Digu, Kangkiwar, 3800 m s. m., in regione alpine in pratis ad ripas et in lapidosis, 28 VII 1984, N 100, An Zheng-xi» (XJA-LAC), отличается от типичной *N. floccosa* малоцветковыми (6—

8 цв.) ложными мутовками. Аналогичные формы нередко встречаются и у высокогорных памирских форм последней.

b) subsp. ***pseudofloccosa*** (Pojark.) A. Budantz. comb. nov. — *N. pseudofloccosa* Pojark. 1953, Бот. материалы (Ленинград), 15 : 293; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 336. — ?*N. monticola* Kudr. 1940, Бот. материалы (Ташкент), 1 : 13. — *N. vakhanica* Pojark. 1953, цит. соч. : 296; Цукерв. 1987, Опр. раст. Ср. Азии, 9 : 52.

Тип: Памиро-Алай «Darwas, Tevildara, 29 VIII 1881, A. Regel» (LE!).

На осыпях, каменистых склонах, галечниках, 1600—3400 м над ур. м.

Распространение. СССР: Средн. Азия (Памиро-Алай, Зап. Памир); Афганистан (Гиндукуш).

Весьма ограниченный материал, имевшийся в нашем распоряжении, не дает оснований для окончательного решения вопроса о статусе *N. monticola* Kudr., описанной из Афганистана: «Кандагарская пров., Хезарийская дорога, между раб. Мархана и Сары-Кутал, по склонам гор, 26 VIII 1924, Д. Букинич» (LE!). Согласно автору, *N. monticola* отличается от *N. floccosa* черешками, равными или почти равными пластинкам, более густо опушенной чашечкой и венчиком, трубка которого длиннее чашечки. Внутри ареала *N. floccosa* спорадически встречаются экземпляры с более крупными цветками, что, возможно, связано с женской двудомностью, которая отмечалась и у некоторых других видов рода *Nepeta* (Пояркова, 1954; Hedge, Lamond, 1968). По степени же опушения чашечки и относительной длине черешков (в тех пределах, которые указывает С. Н. Кудряшев) отличить *N. monticola* невозможно, ввиду сильной изменчивости этих признаков у *N. floccosa*.

5. *N. alii* Jehan, 1989, Willdenowia, 18 : 427.

Тип: Пакистан, Читрал «Nushko on way to Tirichmir, 18 VIII 1987, N 1544, Kamal Akhtar Malik et S. Nazimuddin» (KUH, isotypus B).

Известен только тип.

Sect. ***Denudatae*** (Briq.) A. Budantz. comb. nov. — Sect. *Eunepeta* § *Denudatae* Briq. 1897, in Engler und Prantl, Die naturl. Pflantzenfam. 4, 3a : 237. — Sect. *Pycnonepeta* § *Capituliferae* Benth. 1848, in DC. Prodr. 12 : 379, p. p., excl. typo. — Sect. *Eunepeta* § *Capituliferae* (Benth.) Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 637, p. p., excl. typo. — Sect. *Eunepeta* Boiss. § *Psilonepetae* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 649, p. p., excl. typo. — Sect. *Capituliferae* (Benth.) Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 334, p. p., excl. typo; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 131, p. p.

Тип: *N. denudata* Benth.

Соцветия рыхлые, раскидистые или плотные, головчатые, ложные мутовки сидячие или на коротких ножках. Прицветники линейно-ланцетные, короче или длиннее чашечки. Чашечка с прямой трубкой, в зеве скошенная; зубцы линейно-ланцетные; венчик синий, фиолетовый; трубка короче или длиннее чашечки. Эремы морщинистые. Многолетние травы или полукустарнички, стебли ветвистые от основания или в средней и верхней частях.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И ПОДВИДОВ СЕКЦИИ *DENUDATAE*

1. Стебли прямые или восходящие, растения 20—80 см выс. . . . . 2.
+ Стебли стелющиеся, если восходящие, то растения до 20 см выс. . . . 4.
2. Все ложные мутовки сидячие, сближенные, образуют головчатое или продолговатое соцветие, стебли 20—45 см выс. . . . . 3.
+ Ложные мутовки или полузонтики расставленные, соцветия рыхлые, малоцветковые, стебли 60—80 см выс. . . . . 1. *N. denudata.*
3. Черешки нижних листьев равны пластинке, листья в основании сердцевидные, с обеих сторон шерстистые . . . . 5. *N. gloeocephala.*

+ Черешки нижних листьев длиннее пластинки, листья в основании обрезанные, сверху серовато-зеленые, снизу густо беловойлочные . . . 2. *N. cephalotes.*

4. Прицветники равны или длиннее чашечки . . . . 5.

+ Прицветники короче чашечки . . . . 7.

5. Растения стелющиеся, чашечка 5—7 мм дл. . . . . 6.

+ Растения образуют дерновинки, стебли прямые, 5—10 см выс., чашечка 9 мм дл. . . . . 6. *N. lasiocephala.*

6. Все растение длинношерстистое, черешки короче пластинки, ложные мутовки сидячие, терминальные, собраны в головки . . . . . 4. *N. eremokosmos.*

+ Все растение короткобеловойлочное, полузонтики расставленные . . . . 3. *N. prostrata.*

7. Стебли облиственные лишь в основании, прицветники 3—4 мм дл. . . . . 7. *N. monocephala.*

+ Стебли более или менее равномерно облиственные, прицветники 5—7 мм дл. . . . . 8.

8. Листья яйцевидные, крупно зубчато-городчатые, растения коротко опушенные . . . . 9. *N. supina.*

+ Листья округлые, городчатые, растения шерстистые . . 8. *N. shahmirzadensis.*

1. *N. denudata* Benth. 1848, in DC. Prodr. 12 : 390; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 165; Heller, Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 124.

Лектотип: Иран, «in l. schistosis m. Elburs pr. Darband, 30 VI 1843, N 410, Kotschy» (LE!, изолектотип — G).

На сухих каменистых и глинистых склонах, 1200—2400 м над ур. м.

Распространение. Иран (хр. Эльбурс).

2. *N. cephalotes* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Ser. 1, 5 : 20; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 164; Heller, Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 123.

Тип: «In Persiae argillosis, N 5141, Aucher-Eloy» (G, изотипы — LE!, K).

По долинам рек, на глинистых местах и выходах гипсов, 1450—1600 м над ур. м.

Распространение. Иран (хр. Эльбурс).

3. *N. prostrata* Benth. 1848, in DC. Prodr. 12 : 380; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 134; Heller, Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 126.

Лектотип: Иран «prope Esfahan, 1837, N 1741, Aucher-Eloy» (G!).

На скалах и выходах известняков, 1100—2000 м над ур. м.

Распространение. Иран: хр. Кухруд (сев.-зап.).

4. *N. eremokosmos* Rech. f. 1940, Feddes. Repert. 48 : 157; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 135; Heller, Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 124.

Тип: Иран «in deserto gypsaceo 2—7 km supra Sorkheh prope Semnan, 1300—1400 m, N 1233, Rechinger» (W).

На загипсованных склонах 1300—2200 м над ур. м.

Распространение. Иран (хр. Эльбурс).

5. *N. gloeocephala* Rech. f. 1982. Fl. Iran. 150 : 138; Heller, Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125.

Тип: «Iran, prov. Yazd. Tezerjan, in valley, N slope, 2700 m, 23 VI 1975, N 18030, Foroughi, Assadi» (G!).

Известен только по типовым образцам из Центрального Ирана (хр. Кухруд). Близок к *N. lasiocephala*, отличаясь более крупными размерами всего растения, менее крупными чашечкой и прицветниками.

6. *N. lasiocephala* Benth. 1848, in DC. Prodr. 12 : 380; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 137; Heller, Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125.

Тип: Иран, «ad fontem Chashmeh Pias et cacumine Kuh-Daena, 29 VII 1842, N 757, Kotschy» (G!).

На известняках, 3000—4100 м над ур. м.

Распространение. Иран: хр. Кухруд (центр), Загрос (центр).

7. *N. monocephala* Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 138; Heller, Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 126.

Тип: Иран «Kurdistan, Bedjar, Kuh Chang-almas, 2200—2500 m s. m., 8 VII 1968, N 13207-E, Iranshahr, Desfoulion» (W, photo!).

Известен по типовому материалу.

8. *N. shahmirzadensis* Assadi et Jamzad, 1984, Iran. Journ. Bot. 2 : 100.

Тип: «Persia, prov. Semnan, ca. 50 km N of Shahmirzad, Tang-e Parvar, 2100 m, 40448, Assadi, Mozaffarian» (TARI).

Известен только тип.

По мнению авторов (Jamzad, Assadi, 1984), этот вид близок к *N. monocephala* и *N. lasiocephala*, отличаясь от первого облиственными стеблями, от второго — более короткими прицветниками и оттопыренным опушением. Кроме этого, *N. shahmirzadensis* растет в трещинах скал, в отличие от двух других видов, произрастающих на известняковых мелкоземистых склонах.

9. *N. supina* Stev. 1812, Mem. Soc. Nat. Moscou, 3 : 265; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 326; Аскер. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. 7 : 332; Hedge and Lamond, 1982, Fl. Turk. 7 : 279; Heller, Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 127.

Тип: «In ripa lapidosa torrentis Chodjal sub monte Tyfendagh, Steven» (H).

1. Чашечка 6—8 мм дл., венчик 18—20 мм дл. . . . . 9a. N. *supina* subsp. *supina*.
+ Чашечка 9—12 мм дл., венчик 20—25 мм дл. . . . . 9b. *N. supina* subsp. *buschii*.

a) subsp. *supina*.

На каменистых склонах, осыпях, россыпях, среди скал, 2700—3300 м над ур. м.

Распространение. СССР: Кавказ (Главный Кавказский хребет, Дагестан).

b) subsp. *buschii* (Sosn. et Manden.) Menitsky, 1987, Фл. Армен. 8 : 42. — *N. buschii* Sosn. et Manden. 1951, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 16 : 10; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 327; Аскер. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. 7 : 333.

Тип: «Армения, на склонах горы Алагез, на каменистых развалах, близ метеостанции, 31 VIII 1947, Д. Сосновский, И. Манденова» (TBI).

На каменистых россыпях альпийского пояса, 2900—3300 м над ур. м.

Распространение. СССР: Южное Закавказье; Турция (гора Большой Арарат).

Мы согласны с мнением Ю. Л. Меницкого (1987) о том, что *N. buschii* целесообразнее рассматривать в качестве крупноцветкового подвида *N. supina* из-за довольно сильной изменчивости размеров цветков как в популяциях типичной *N. supina*, так и среди закавказских растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Меницкий Ю. Л. *Lamiaceae* // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1987. Т. 8. С. 7—163. — *Пояркова А. И.* Род Котовник — *Nepeta* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. С. 286—437. — *Hedge J. C., Lamond J. M.* Studies in the flora of Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28, N 2. P. 89—161. — *Jamzad Z., Assadi M.* New species of the genera *Nepeta* and *Ajuga* (*Labiatae*) from Iran // Iran. Journ. Bot. 1984. Vol. 2, N 2. P. 95—103. — *Rechinger K. H.* *Nepeta* L. // Flora Iranica. Graz. 1982. N 150. P. 108—216.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 24 IV 1991

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.1)
© 1991 г.

А. Н. Кулиев, В. В. Морозов

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ПАЙ-ХОЕ И ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

A. N. KULIEV, V. V. MOROZOV. NEW DATA ON DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN THE PAY-HOY AND POLAR URAL

Приводятся сведения о распространении 46 видов сосудистых растений, из которых 17 впервые отмечены на Пай-Хое, 7 — на Югорском п-ове. *Elymus kronokensis* subsp. *kronokensis* впервые указывается для Европы, а *Baeothryon caespitosum* — для востока Большеземельской тундры.

До настоящего времени береговой хр. Пай-Хой, пересекающий Югорский п-ов с северо-запада на юго-восток, вместе с северной оконечностью Полярного Урала остаются недостаточно изученными во флористическом отношении. Особенно слабой изученностью отличаются центральные районы Пай-Хоя, что отчетливо видно по картам распространения растений в ведущих флористических сводках по региону (Флора ..., 1974—1977; Ребристая, 1977). В этой связи наши данные, собранные в 1990 г., позволили устранить некоторые неясности в распространении многих видов высших растений в упомянутых регионах. За период с 26 VI по 1 IX 1990 г. обследованы следующие районы: нижнее течение р. Малой Ою, р. Черная с ее правыми притоками и прилегающие горные тундры массива Сывы-Пэ, р. Большая Ою (Великая) от устья р. Идпюрнанаяхи до ее впадения в пролив Югорский Шар, долина р. Сибирчата-Яхи от устья р. Тальбейтышор до устья р. Воропшор и прилегающие тундры (урочище Сибирчата-Мэг), р. Буредан-Ю (левый приток р. Силова-Яхи), долина р. Лядхэй-Яхи с притоками, окр. оз. Лядхэй-То и горные тундры в его непосредственной близости, западные склоны хр. Оченырд (рис. 1).

Гербарий хранится во ВНИИ охраны природы и заповедного дела Госкомприроды СССР. *Elymus kronokensis* subsp. *kronokensis* определен Н. Н. Цвелевым, а *Baeothryon caespitosum* — Т. В. Егоровой, за что мы выражаем им глубокую признательность. Материал расположен по системе Энглера, а виды и роды — в алфавитном порядке.

** *Woodsia glabella* R. Br. [1] Арктоальпийский скальный вид. Обнаружен 5 VII на выходах сланцев по р. Большой Ою в 10 км выше устья ее правого притока — р. Тарипата-Яхи, а также на выходах известняков по р. Сибирчата-Яхе в районе устьев ручьев Щельяшор и Мадага-Ю Первой, 17 VII. Ранее не был известен западнее р. Силова-Яхи (Морозов, Кулиев, 1989).

* *Equisetum fluviatile* L. Бореальный циркумполярный вид. В сводках по флоре северо-востока Европы не указывается севернее бассейнов рек Воркуты, Усы и Коротаихи (Флора..., 1974; Ребристая, 1977). Собран 20 VII в неглубоких,

---

[1] Одной звездочкой обозначены виды, впервые отмеченные для Пай-Хоя, двумя — для Югорского п-ова.

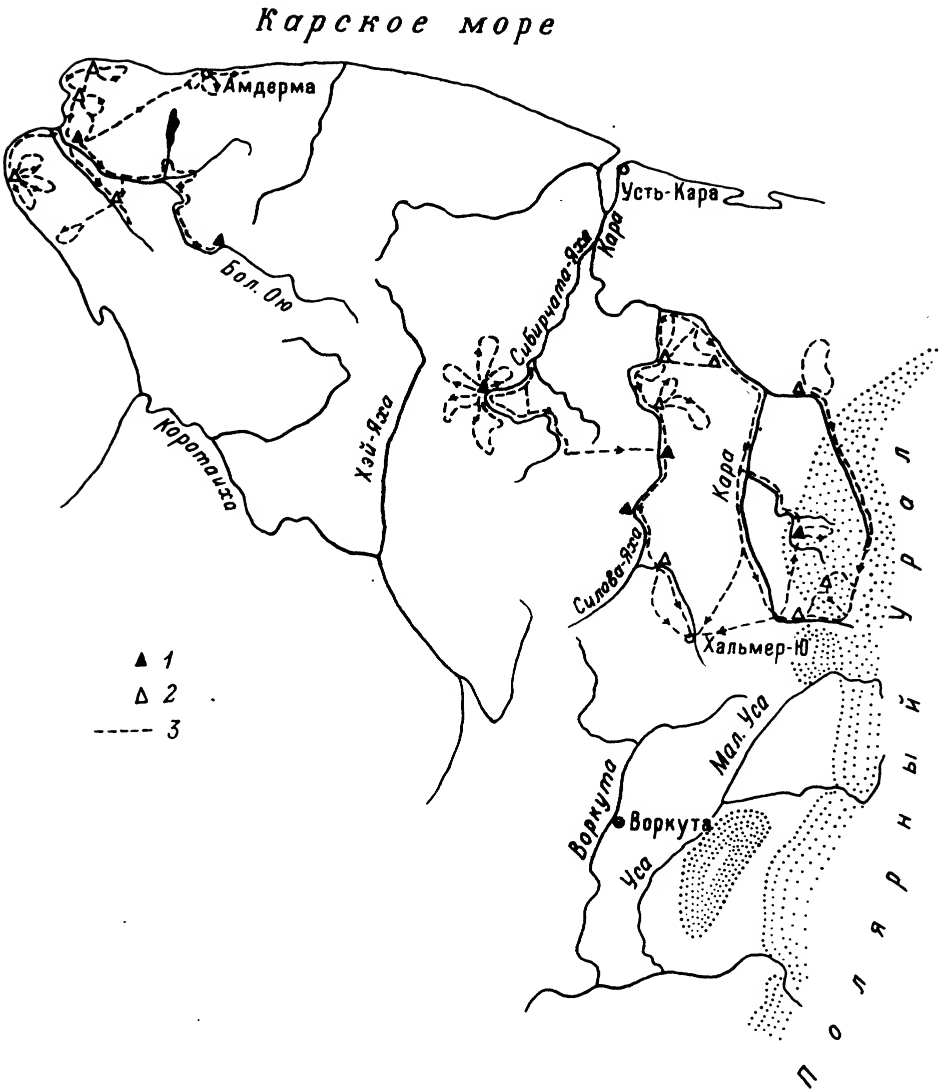


Рис. 1. Места работ на Пай-Хое и Полярном Урале.

1 — места стационарных работ в 1990 г.; *2* — места стационарных работ в 1987—1989 гг.; *3* — маршруты.

поросших осокой озерках на I надпойменной террасе р. Сибирчата-Яхи в урочище Сибирчата-Мэг.

* *Equisetum palustre* L. Бореальный циркумполярный вид. Распространение на Пай-Хое изучено недостаточно. О. В. Ребристая (1977) не указывает этот вид севернее долины р. Коротаихи и верховий р. Кары, Т. П. Кобелева (1974) приводит его для приустьевой части р. Кары и юга Вайгача, но не отмечает более нигде на Югорском п-ове и Пай-Хое. *E. palustre* найден нами в значительном обилии (sp) по сырым ложбинам на выходах известняков по рекам Сибирчата-Яхе, Мадага-Ю Первой и всему урочищу Сибирчата-Мэг, а также в аналогичных условиях на выходах известняков по рекам Большой и Малой Лядхэй-Яхе в предгорьях Полярного Урала (68°20′ с. ш.).

* *Selaginella selaginoides* (L.) Link. Гипоарктический циркумполярный вид. Изредка встречается в разнотравных группировках на задернованных склонах

или галечниках в долине р. Сибирчата-Яхи близ устья ручья Щельяшор, 20 VII и на р. Силова-Яхе близ устья р. Буредан-Ю, 23 VII и ручья Дерентейтывис, 28 VII.

* *Potamogeton alpinus* Balb. Плюризональный вид, не приводился ранее севернее рек Коротаихи, Воркуты и Усы (Флора..., 1974; Ребристая, 1977; Вехов и др., 1986). Найден нами на гл. 40—70 см в озерах на I надпойменной террасе, пойме и заводях с илистым дном р. Силова-Яхи от устья р. Хальмер-Ю к северу вплоть до устья р. Буредан-Ю, 26—30 VII — цветение. Изредка попадается в озерах долины и на водоразделах у р. Лядхэй-Яхи и в озере, лежащем выше оз. Лядхэй-То, 8—10 VIII — плодоношение.

* *P. berchtoldii* Fieb. Бореальный (плюризональный) вид. Оказался довольно широко распространенным по южным отрогам Пай-Хоя. Найден 16 VII в мелководных окнах котловины большого спущенного озера, находящегося среди выходов известняков на водоразделе рек Сибирчата-Яхи и Мадага-Ю Первой. Обнаружен также 26 VII в озерах террас и поймы р. Силова-Яхи и в заводях самой реки с илистым дном близ устья ее левого притока — р. Буредан-Ю на гл. 40—100 см. Изредка встречается в озерах по долине р. Лядхэй-Яхи и в озерках у оз. Лядхэй-То, 8 VIII. Настоящие местонахождения таксона — первые для Пай-Хоя и самые северные на востоке Большеземельской тундры. Ранее этот вид не отмечался севернее р. Коротаихи и бассейнов рек Воркуты и Усы (Флора..., 1974; Вехов и др., 1986).

P. pectinatus L. Плюризональный вид. Найден В. С. Говорухиным (1937) в воде р. Кары. По нашим данным, встречается повсеместно в долине р. Силова-Яхи вплоть до ее устья и в долине р. Сибирчата-Яхи от верховьев до урочища Сибирчата-Мэг. 18—26 VII — созревание плодов. Учитывая наши более ранние сведения (Морозов, Кулиев, 1990), допустимо предполагать непрерывное распространение таксона по всему Пай-Хою до побережья пролива Югорский Шар.

* *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve. Гипоарктоальпийский, преимущественно европейский вид. Обнаружен 22 VII в незначительном количестве в разнотравно-моховых группировках в пойме ручья Ворошшор — правого притока р. Сибирчата-Яхи (68°35′ с. ш.).

* *Elymus kronokensis* subsp. *kronokensis* (Kom.) Tzvel. Сибирский подвид гипоарктического, преимущественно азиатского вида. Обнаружен 18 VII в долине р. Сибирчата-Яхи на песчаных наносах у входа в нижний каньон урочища Сибирчата-Мэг, созревание семян. Это первая находка в Европе таксона, ранее не регистрировавшегося западнее плато Путорана (Цвелев, 1976).

Hierochloë odorata (L.) Beauv. Бореальный циркумполярный вид. Не указывается для самого севера Югорского п-ова (Ребристая, 1977). Собран 28 VI в каньоне р. Черной, в 5 км от ее устья. Встречается по всей долине р. Большой Ою от дельты и далее вверх вплоть до устья р. Идпюрнанаяхи.

Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur. Бореальный голарктический вид. На западном макросклоне Полярного Урала прослежен нами вплоть до северной оконечности гор, кроме хребтов Минисей и Константинов Камень. Не редок (обилие — sp) в укрытых местах по шлейфам хр. Оченырд у выхода из гор рек Большой и Малой Лядхэй-Яхи и у оз. Лядхэй-То. 8—12 VIII — конец цветения. Ранее не был известен севернее южных склонов хр. Оченырд (Ребристая, 1977).

Phippsia algida (Soland.) R. Br. Арктический циркумполярный вид. Распространение на Пай-Хое изучено недостаточно (Флора..., 1974; Ребристая, 1977). Найден 17 VII в долине р. Хальмер-Ю (левый приток р. Сибирчата-Яхи) на сырых суглинистых отложениях у снежников; 9 VIII у оз. Лядхэй-То на склонах в местах, где долго лежат снежники.

Trisetum sibiricum subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev. Один из подвидов бореального евразиатского, преимущественно сибирского вида. Обнаружен на самом севере

Югорского п-ова по всей обследованной части долины р. Большой Ою (Великой) практически до начала ее дельты на разнотравных луговинах в разнотравных ивняках, 26 VI—8 VII — колошение.

* *Baeothryon caespitosum* (L.) A. Dietr. Арктоальпийский вид. Самые северные местонахождения в Большеземельской тундре — верховья рек Колвы и Адзьвы, ж.-д. ст. Сивая Маска, а на Полярном Урале — верховья р. Елец (Флора..., 1976). В незначительном обилии (sol) найден на выходах карбонатных пород по склонам увалов в урочище Сибирчата-Мэг и в долине р. Малой Лядхэй-Яхи на выходах мраморов. 16 VII — цветение, 9 VIII — созревание плодов.

** *Carex fuscidula* V. Krecz. ex Egor. Арктический азиатско-американский вид. Найден 4 VII в щебнистых тундрах на осыпных щебнистых склонах р. Большой Ою в 25 км выше ее устья, а также 19 VII на выходах карбонатных пород по водоразделам урочища Сибирчата-Мэг близ р. Сибирчата-Яхи.

** *C. glacialis* Mackenz. Арктический циркумполярный вид. Оказался нередким на крутых склонах с выходами сланцев в долине р. Большой Ою в пятнистых дриадовых тундрах с участием *Saxifraga oppositifolia, S. aizoides, Tofieldia pusilla, Pinguicula alpina, Pedicularis dasyantha, P. amoena* на оплывающей массе породы.

* *C. sabynensis* Less. ex Kunth. Бореальный (монтанный) сибирский вид. Собран 18 VII на выходах карбонатных пород в долине р. Сибирчата-Яхи в урочище Сибирчата-Мэг, в пятнистых дриадовых тундрах на вершинах обрывов и увалов.

* *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. Бореальный циркумполярный вид. До последнего времени был известен лишь из двух мест на р. Коротаихе (Ребристая, 1977). Найден в долине р. Сибирчата-Яхи на илистых отмелях оз. Большого Дияты, 22 VII, на пойменном наилке р. Силова-Яхи близ устья р. Буредан-Ю, 26 VII — цветение; и в долине р. Воркуты на илистых отмелях против устья р. Аячъяхи, 23 VIII.

* *Lemna trisulca* L. Бореальный циркумполярный вид. Распространение на Пай-Хое и Полярном Урале изучено недостаточно (Флора..., 1976; Ребристая, 1977). Найден в бассейне р. Сибирчата-Яхи 15—18 VII во многих озерах урочища Сибирчата-Мэг вместе с *Potamogeton berchtoldii* и *P. pectinatus*, а также в озерах террасы и поймы р. Силова-Яхи близ устья р. Буредан-Ю (24 VII) и на мелководьях в северной части оз. Лядхэй-То (9 VIII).

Tofieldia pusilla (Michx.) Pers. Арктоальпийский циркумполярный вид. Встречается повсеместно в долинах рек Большой и Малой Ою, Черной, Сибирчата-Яхи (урочище Сибирчата-Мэг), 26 VI—3 VII — цветение. Учитывая известные сведения о распространении таксона (Ребристая, 1977; Морозов, Кулиев, 1990), можно говорить о непрерывном характере его распространения на Пай-Хое и Югорском п-ове (рис. 2, *1*).

Rumex acetosella L. Циркумбореальный вид. Распространение на востоке Большеземельской тундры изучено недостаточно, самые северные местонахождения — ж.-д. ст. Сейда, Воркута, р. Силова-Яха (Ребристая, 1977; Морозов, Кулиев, 1989). В настоящее время обнаружен повсеместно по долине р. Силова-Яхи на песчаных наносах вниз от устья р. Хальмер-Ю. По-видимому, расселился из рудеральных биотопов пос. Хальмер-Ю по долине одноименной реки. 24—28 VII — созревание семян.

* *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch. Плюризональный вид. Встречается в озерах водоразделов и долин рек Сибирчата-Яхи (17—19 VII), Силова-Яхи (24 VII), Лядхэй-Яхи (8 VIII), на мелководьях нередко образует заросли. Ранее не отмечался севернее рек Коротаихи, Воркуты, Усы и пос. Хальмер-Ю (Флора..., 1976; Ребристая, 1977; Вехов и др., 1986).

Braya purpurascens (R. Br.) Bunge. Арктический азиатско-американский вид. Распространение на Пай-Хое, особенно в его восточных и южных частях, изучено недостаточно (Флора..., 1976; Ребристая, 1977; Морозов, Кулиев, 1990). Довольно регулярно встречается на выходах известняков в щебнистых дриадовых тундрах

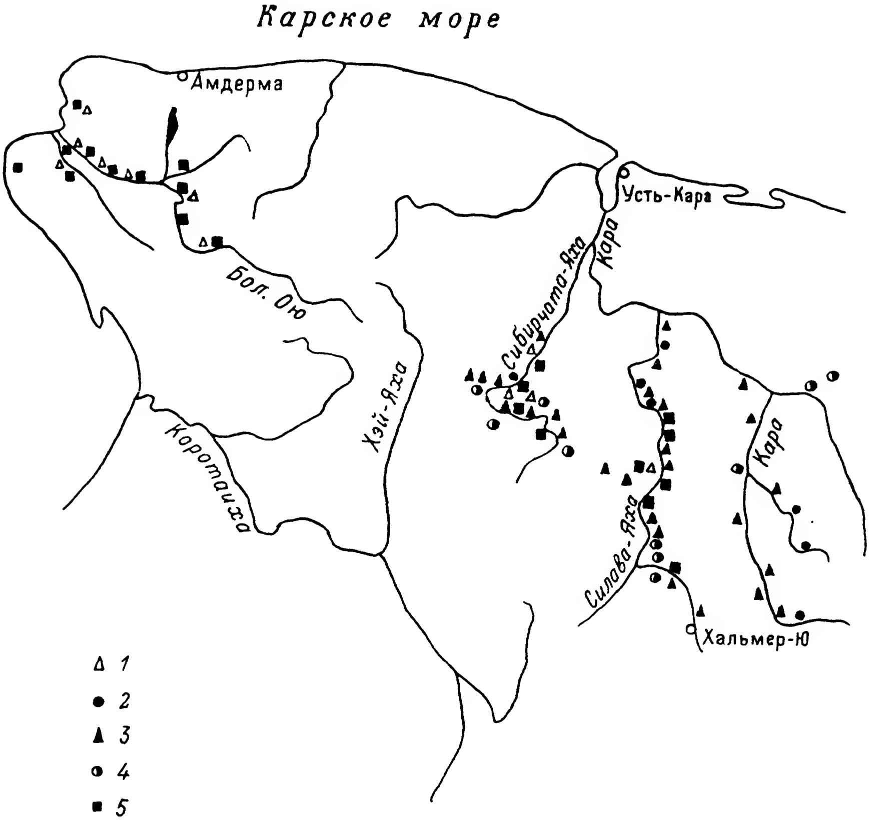


Рис. 2. Распространение некоторых растений на Пай-Хое и востоке Большеземельской тундры.
1 — *Tofieldia pusilla*; *2* — *Erysimum pallasi*; *3* — *Vicia cracca*; *4* — *Pedicularis hyperborea*; *5* — *Pinguicula alpina*.

близ р. Сибирчата-Яхи (урочище Сибирчата-Мэг), 15—20 VII — созревание плодов, и на выходах мрамора и известняков по долине р. Лядхэй-Яхи, редко, 9—11 VIII — плодоношение.

Descurainia sophioides (Fisch.) Schulz. Гипоарктический, в основном евразиатский вид. Пока найден лишь в двух местах: на р. Нерусовей-Яхе (Флора..., 1976) и в нижнем течении р. Силова-Яхи (Морозов, Кулиев, 1990). Отмечен 15 VII на выходах коренных пород р. Сибирчата-Яхи в 5 км ниже устья р. Щельяшор вместе с *Erysimum pallasi.*

Erysimum pallasi (Pursh) Fern. Арктический азиатско-американский вид. Дополнительно к известным данным о распространении этого таксона на Полярном Урале и Пай-Хое (Морозов, Кулиев, 1989, 1990) следует добавить еще три местонахождения: 15 VII на скалах левого берега р. Сибирчата-Яхи в 5 км ниже устья ее левого притока — ручья Щельяшор; 9 VIII на щебнистых осыпях по верхней кромке обрывов р. Малой Лядхэй-Яхи и 10 VIII на выходах мрамора у кромки обрывов р. Большой Лядхэй-Яхи в 10 км от подножья гор (рис. 2, *2*). Во всех случаях растения плодоносили.

* *Rorippa palustris* (Leyss.) Bess. Бореальный (плюризональный) циркумполярный вид. До последнего времени не зарегистрирован севернее р. Коротаихи и пос. Хальмер-Ю (Флора..., 1976; Ребристая, 1977). Оказался не редким видом по всей долине р. Силова-Яхи. Произрастает в пойме на слабозадернованных галечниках, песчаных и илистых наносах и отмелях.

Вероятно, так же как и *Rumex acetosella*, жерушник расселился из рудеральных биотопов пос. Хальмер-Ю. 29 VII — созревание семян.

Ribes acidum Turcz. ex Pojark. Бореальный евразиатский вид. Распространение на Пай-Хое требует уточнения, до сих пор приводился лишь для устья р. Силова-Яхи (Флора..., 1976) и р. Кары (Ребристая, 1977). Найден в долине р. Сибирчата-Яхи на выходах известняков под прикрытием скал вместе с *Juniperus sibirica*, *Spiraea media*. Не редок в долине р. Большой Лядхэй-Яхи под защитой скал и в пойме в зарослях ивняков, 10—12 VIII — плодоношение.

Sorbus sibirica Hendl. Гипоарктический сибирский вид. В дополнение к известным местам обитания на южном склоне хр. Оченырд (Игошина, 1966; Флора..., 1976; Ребристая, 1977) обнаружен на 50 км севернее. Несколько кустов найдены на россыпи у выхода р. Большой Лядхэй-Яхи из гор, 11 VIII.

Spiraea media Franz Schmidt. Бореальный, преимущественно сибирский вид. Распространение на Пай-Хое изучено недостаточно (Флора..., 1976; Ребристая, 1977). В долине р. Сибирчата-Яхи и ее притоков довольно широко распространен. Произрастает в укрытых, хорошо прогреваемых местах на известняковых скалах в урочище Сибирчата-Мэг, на водоразделе рек Сибирчата-Яхи и Хэй-Яхи и в горных тундрах близ р. Хэнгурсё, у подножья скал. 14—22 VII — созревание семян.

* *Geum rivale* L. Бореальный евразиатский вид. Найден в пойме р. Сибирчата-Яхи в 3 км ниже устья ее левого притока — ручья Щельяшор, во многих местах выше по течению р. Сибирчата-Яхи в разнотравных ивняках поймы и временных водотоков. Обычен в аналогичных условиях по западному склону хр. Оченырд у оз. Лядхэй-То и рекам Большой и Малой Лядхэй-Яхе. Ранее не указывался севернее верховьев р. Кары (Ребристая, 1977).

** *Astragalus frigidus* (L.) A. Gray. Гипоарктический циркумполярный вид. Отмечен на о-ве Вайгач (Флора..., 1976). По нашим данным, изредка встречается по разнотравным луговинам на крутых склонах р. Силова-Яхи в окрестностях устья ее левого притока — р. Буредан-Ю и на р. Сибирчата-Яхе по всем известняковым каньонам от устья р. Хальмер-Ю до устья ручья Тальбейтышор. Найден 6 VII в аналогичных условиях на р. Большой Ою близ устья р. Марета-Яхи и на скалах притоков р. Черной — рекам Таркалявтосё и Сывыпэ-Яхи. 27—29 VI — цветение.

Vicia cracca L. Бореальный евразиатский вид. Распространение к северу от верховий р. Кары изучено недостаточно (Флора..., 1976; Ребристая, 1977). Обычный вид разнотравных группировок склонов и поймы на всем протяжении р. Силова-Яхи вплоть до ее устья и р. Сибирчата-Яхи вплоть до устья р. Тальбейшор и р. Сесыя-Ю (рис. 2, *3*).

* *Callitriche hermaphroditica* L. Бореальный циркумполярный вид. Собран 22 VII на песчано-илистых мелководьях оз. Большого Дияты в среднем течении р. Сибирчата-Яхи (68°35′ с. ш.). Это наиболее северное местонахождение вида на европейском северо-востоке СССР.

* *C. verna* L. Бореальный циркумполярный вид. Не редок по пойменным озерам в долинах рек Сибирчата-Яхи, Силова-Яхи, Лядхэй-Яхи на илистых мелководьях на глубине до 40 см, обычен также в понижениях на оленегонных и вездеходных дорогах. Ранее не указывался севернее р. Коротаихи, верховьев рек Воркуты, Усы и пос. Хальмер-Ю (Флора..., 1976; Ребристая, 1977; Вехов и др., 1986).

* *Myriophyllum spicatum* L. Бореальный циркумполярный вид. До последнего времени не указывался севернее р. Коротаихи и верховьев рек Воркуты, Сядей-Ю и Малой Усы (Флора..., 1976; Ребристая, 1977; Вехов и др., 1986; Морозов, Кулиев, 1990). Обнаружен во многих местах севернее 68° с. ш.: в водораздельных озерах у рек Малой и Большой Лядхэй-Яхи (10—14 VIII), в пойме и озерах на террасах р. Силова-Яхи к северу вплоть до устья р. Буредан-Ю (25—29 VII), в долине р. Сибирчата-Яхи и Мадага-Ю Первой (16 VII).

Anthriscus sylvestris subsp. *aemula* (Woronow) Kitag. Бореальный азиатский подвид. Вдоль западного склона Полярного Урала не приводится севернее южных отрогов хр. Оченырд (Флора..., 1977; Ребристая, 1977). Обнаружен в зарослях кустарников у оз. Лядхэй-То и в значительном обилии (sp) в разнотравных луговинах на северном склоне каньона р. Малой Лядхэй-Яхи при выходе ее из гор. 11 VIII — созревание семян.

Vaccinium myrtillus L. Бореальный евразиатский вид. Найден на западных склонах хр. Оченырд в защищенных местах у оз. Лядхэй-То и по рекам Большой и Малой Лядхэй-Яхе в каньонах при выходе из гор. В целом редок, южнее р. Очетывис становится обычным. Настоящее местонахождение черники — самое северное на западном макросклоне Полярного Урала. Ранее не был известен севернее р. Гнетью (Ребристая, 1977; Флора..., 1977; Морозов, Кулиев, 1989).

** *Primula farinosa* L. Арктический евразиатский вид. Указывается для о-ва Вайгач (Флора..., 1977; Арктическая ..., 1980). Собран 27 VII на берегу пролива Югорский Шар в устье р. Черной на песчано-галечниковой косе.

Lamium album L. Евразиатский неморально-бореальный вид. Крайнее северное местонахождение — верховья р. Кары (Ребристая, 1977; Флора..., 1977). Обнаружен в кустарниковых зарослях по долинам рек Малой и Большой Лядхэй-Яхи и на берегу оз. Лядхэй-То. 12 VIII — созревание семян.

Thymus paucifolius Klok. Уральский, преимущественно высокогорный вид. Распространение на Пай-Хое изучено недостаточно (Ребристая, 1977; Арктическая..., 1980). Найден в долине р. Сибирчата-Яхи в урочище Сибирчата-Мэг, на выходах коренных пород. 14—20 VII — цветение.

** *Bartsia alpina* L. Арктоальпийский европейский вид. Редко встречается в долине р. Большой Ою на крутых осыпных склонах по выходам сланцев, на разнотравных луговинах. Наиболее северные местонахождения — каньон р. Черной и р. Большой Ою в 25 км от ее устья. 4 VII — бутоны.

** *Euphrasia frigida* Pugsl. Гипоарктический европейский вид. Обнаружен в среднем течении р. Большой Ою в окрестностях водопада у устья р. Харпъяхи по выходам сланцев в разнотравных группировках осыпных склонов, 8 VII — вегетировал. Обычен на выходах коренных пород по р. Сибирчата-Яхе.

Pedicularis hyperborea Vved. Низкоарктический западносибирский вид. До последнего времени не был известен западнее левобережья р. Кары близ устья р. Лядхэй-Яхи (Морозов, Кулиев, 1989). Обнаружен во многих местах: 16 VII на осоково-моховом болотце в пойме р. Сибирчата-Яхи у устья ручья Щельяшор, 19 VII по болотистым берегам крупного водораздельного озера у р. Хальмер-Ю — левого притока р. Сибирчата-Яхи, 22 VII на берегах оз. Большого Дияты в долине р. Сибирчата-Яхи в ивнячково-осоково-моховой тундре, 29—30 VII во многих болотах на водоразделе рек Силова-Яхи и Малой Хальмер-Ю, а также в пойме р. Хальмер-Ю у водопада под северной оконечностью горы Пембой (рис. 2, *4*). Это наиболее западные и южные местонахождения вида в Европе.

Pinguicula alpina L. Гипоарктоальпийский вид. Самые северные местонахождения приводятся для долин рек Кары и Коротаихи (Ребристая, 1977; Флора..., 1977) и окрестностей полярной ст. Белый Нос на Югорском п-ове (Морозов, Кулиев, 1990). По нашим данным, часто, но в небольшом обилии (sol) встречается в долинах рек Большой и Малой Ою, Черной, Сибирчата-Яхи. Таким образом, можно констатировать непрерывное распространение таксона на востоке Большеземельской тундры и Югорском п-ове (рис. 2, *5*).

Galium uliginosum L. Бореальный евразиатский вид. Изредка встречается в сырых разнотравных ивняках по поймам рек Сибирчата-Яхи (урочище Сибирчата-Мэг) и Силова-Яхи — близ устья р. Буредан-Ю, 17—23 VII — цветение. Настоящие местонахождения — самые северные из известных для таксона на востоке Большеземельской тундры.

Solidago lapponica With. Гипоарктический западноевропейско-западносибирский вид. Найден в разнотравных группировках у основания выходов скал на р. Сибирчата-Яхе и по ее притокам — рекам Мадага-Ю Первой, Хальмер-Ю, Воропшоре, а также по сухим ивнячково-разнотравным склонам возвышенности Силова-Мусюр и близ р. Буредан-Ю. Наряду с известными местонахождениями таксона на р. Каре (Ребристая, 1977) и ее притоках (Игошина, 1966) — это наиболее северные места обитания вида на Пай-Хое.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1980. Т. 8. 333 с.; Т. 9. Ч. 2. 188 с. — *Вехов Н. В*:, *Кулиев А. Н*., *Морозов В. В.* Новые и редкие виды высших водных и околоводных растений на востоке Большеземельской тундры // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 12. С. 1619—1620. — *Говорухин* В. С. Флора Урала. Свердловск: Свердлгиз, 1937. 536 с. — *Игошина К. Н.* Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1966. С. 135—233. — *Кобелева Т. П.* Род *Equisetum* // Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 50—57. — *Кулиев А. Н., Морозов В. В.* Флористические находки на востоке Большеземельской тундры и на Полярном Урале // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 3. С. 443—447. — *Морозов В. В., Кулиев А. Н.* О некоторых флористических рубежах в свете новых находок на востоке Большеземельской тундры и западном макросклоне Полярного Урала // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 3. С. 339—350. — *Морозов В. В., Кулиев А. Н.* Материалы к познанию флоры Югорского полуострова и хребта Пай-Хой // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 11. С. 1603—1611. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Флора* северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 274 с.; 1976. Т. 2. 316 с.; 1976. Т. 3. 294 с.; 1977. Т. 4. 311 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт охраны природы и заповедного дела
Москва

Получено 17 I 1991

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.542.1

© 1991 г.

С. Н. Сорокин

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *POACEAE* ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

S. N. SOROKIN. CHROMOSOME NUMBERS IN THE MEMBERS OF THE FAMILY *POACEAE* FROM THE EUROPEAN PART OF THE USSR

Все перечисленные ниже гербарные образцы хранятся в гербарии лаборатории биосистематики и цитологии БИН АН СССР (Ленинград).

Agrostis stolonifera L., **2n=28.** Ленинградская обл., окр. пос. Елизаветино, 1988 г., № 32.[1]

A. vinealis Schreb., **2n=28.** Горьковская обл., левый берег р. Керженец, ниже с. Лыково, 1979 г.; Цвелев.

Arrhenatherum elatius (L.) J. et C. Presl, **2n=28.** Ленинградская обл., окр. пос. Елизаветино, 1988 г., № 35.

Briza media L., **2n=14.** Латвийская ССР, окр. ст. Царникава, 1989 г., № 89.

Bromopsis erecta (Huds.) Fourr., **2n=56.** Ленинградская обл., окр. с. Пятая Гора близ истока р. Оредеж, 1988 г., № 104.

Calamagrostis × *acutiflora* (Schrad.) Reichenb., **2n=28.** Латвийская ССР, Рижский ботанический сад, коллекционный питомник, 1989 г., № 48.

C. arundinacea (L.) Roth, **2n=28.** Ленинградская обл., окр. ст. Торковичи, 1988 г., № 46; окр. ст. Старый Петергоф, 1988 г., № 45.

C. epigeios (L.) Roth, **2n=56.** Латвийская ССР, окр. ст. Царникава, 1989 г., №№ 49, 50.

C. epigeios subsp. *meinshausenii* Tzvel., **2n=28.** Латвийская ССР, дюны в окр. ст. Царникава, 1989 г., № 52.

C. purpurea (Trin.) Trin., **2n=28.** Ленинградская обл., с. Пятая Гора, близ истока р. Оредеж, 1988 г., № 52.

Cynosurus cristatus L., **2n=14.** Ленинградская обл., с. Пятая Гора, близ истока р. Оредеж, 1988 г., № 94.

Dactylis glomerata L., **2n=28.** Ленинградская обл., окр. ст. Мурино, 1989 г., № 70; Латвийская ССР, окр. ст. Царникава, 1989 г., № 71.

Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg., **2n=14, 14+B.** Латвийская ССР, окр. ст. Царникава, 1989 г., № 56.

H. sempervirens (Vill.) Pilg., **2n=28.** Латвийская ССР, Рижский ботанический сад, коллекционный питомник, 1989 г., № 57.

Hierochloë odorata (L.) Beauv., **2n=49.** Ленинградская обл., с. Пятая Гора, близ истока р. Оредеж, 1988 г., № 34.

Holcus lanatus L., **2n=14.** Латвийская ССР, Рижский ботанический сад, коллекционный питомник, 1989 г., № 66.

---

[1] В тех случаях, когда фамилия коллектора не указана, им является автор статьи.

Koeleria glauca (Spreng.) DC., **2n=49.** Латвийская ССР, Рижский ботанический сад, коллекционный питомник, 1989 г., № 62.

Lerchenfeldia flexuosa (L.) Shur, **2n=28.** Ленинградская обл., окр. ст. Торковичи, 1988 г., № 64.

Zingeria biebersteiniana (Claus) P. Smirn., **2n=4.** Волгоградская обл., Быковский р-н, лиман Тажи, 1988 г., Савельева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 19 IV 1991

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 631.53.01

© 1991 г.

Н. М. Макрушин. Основы гетероспермагологии. — М.: ВО «Агропромиздат», 1989. 288 с. Т. 760 экз. Ц. 4 р. 20 к.

V. F. VOYTENKO. *N. M. MAKRUSHIN.* PRINCIPLES OF HETEROSPERMATOLOGY. 1989

Рецензируемая книга, несмотря на свое основное предназначение быть, строго говоря, агрономическим исследованием, заслуживает рассмотрения в ботаническом издании по ряду причин.

Во-первых, судя по издательской аннотации, «в книге ... дано теоретическое обоснование новой отрасли биологических (разрядка наша — В. В.) знаний — гетероспермагологии». В ней «рассматриваются цитогенетические, физиолого-биохимические, морфоанатомические, экологические и антропогенные факторы изменчивости семян». Во-вторых, книга наполнена экскурсами во многие ботанические проблемы, такие как соотношение онтогенеза и жизненного цикла у растений, периодизация онто- и органогенеза, нарушения эмбрионального развития у растений, теория семенного покоя, объем и границы семеноведения, содержание и задачи одного из разделов экологии растений — экологии семян и другими. Взгляды на некоторые из этих проблем подвергаются ревизии или им дается новая авторская трактовка. В-третьих, книга изобилует определениями многих биологических и ботанических понятий, вроде бы далеких от тематики книги, но фундаментальных для биологов, таких как онтогенез, цветок, экология, продуценты, консументы и т. д., а также философских и гносеологических (свойство, качество, дефиниция и т. п.).

Таким образом, редакционные предуведомления и авторские заявки в начале книги о ее насыщенности теоретическими положениями, о широте подхода к исследованию, о глубокой биологизации обсуждаемой проблемы и тщательной проработке терминологического и понятийного аппарата привлекут к ней внимание кроме основных читателей — специалистов по семенам, также ботаников других направлений и, в частности, эмбриологов, карпологов, физиологов, экологов. А при знакомстве с ее содержанием, не сомневаюсь, у многих, как и у меня, возникнет множество вопросов, недоумений, возражений. Ими мне и хотелось бы здесь поделиться, тем более, что сам автор «рассчитывает на активную реакцию читателя по отношению к выдвигаемым в книге новым положениям» (с. 6).

Прежде всего о термине и самом понятии, давших название книге, лежащих в основе ее изложения и послуживших автору для обоснования нового научного направления в биологии.

Всем известно, что в семенной партии конкретного вида или даже среди семян одной особи имеет место внутривидовая или внутрисортовая индивидуальная изменчивость. Издавна это свойство в сельскохозяйственной практике именуют разнокачественностью или неоднородностью семян. Этой важной проблеме в агрономии посвящена большая литература, а в последние десятилетия появились интересные, принципиальные или обобщающие работы И. Г. Строны, К. Е. Овчарова, Е. Г. Кизиловой, Ю. Б. Коновалова и других.

Этой же теме посвящена и книга Н. М. Макрушина, хотя термин «разнокачественность семян» заменен в ней, по крайней мере, в названиях глав и параграфов «гетероспермией».

Явление гетероспермии насчитывает еще более длительную историю специального изучения, а сам термин введен в ботаническую литературу в прошлом веке. Одним из первых специальных исследований гетероспермии явилась работа итальянского ботаника L. Nicotra (1898). Обширная библиография работ по этой проблеме приведена в недавнем обзоре (Войтенко, 1989).

При кажущейся на поверхностный взгляд близости названные термины отражают разную сущность. Об ошибочности и неправомочности произведенной подмены понятий свидетельствует ряд отличительных и принципиальных характеристик гетероспермии в сравнении с разнокачественностью семян. Различия касаются сфер их проявления; признаков неоднородности семян; факторов, обусловливающих проявление феноменов; характера наследования; возможности прогнозирования физиологических признаков; распространения в природе (подробнее об этом см. Войтенко, 1991).

Гетероспермия как частный случай внутривидовой изменчивости семян, которая обусловлена генотипом вида, могла бы быть подвергнута анализу в книге о разнокачественности семян. Это обогатило бы ее содержание. Но, как ни странно, это свойство растений в книге не рассматривается ни на одном из примеров, и в ней нет ни одной библиографической ссылки на специальные работы по этой проблеме. В итоге книга уже своим названием дезориентирует читателя, так как оно совсем не отражает ее содержания. Произведенная подмена понятий — почти необъяснимый парадокс, ведь, как выразился автор, он «стремился дать обсуждаемым понятиям и терминам философское, методологическое и лингвистическое обоснование» (с. 6). И при этом основные понятия книги использовал·без всяких объяснений и мотивировок.

Такой грубой ошибки можно было бы избежать, даже не прибегая к изучению специальной литературы по гетероспермии, а лишь справившись в вузовском учебнике ботаники (Васильев и др., 1978 : 456), где она определяется, или в цитируемом Макрушиным «Словаре ботанических терминов» (1984), в котором определяются и гетероспермия (с. 56), и разнокачественность семян (с. 204). Невольно складывается впечатление, что знак равенства между этими понятиями мог быть поставлен автором из-за соблазна удобно и легко из подвернувшегося термина сконструировать название новой науки и стать ее «основоположником».[1]

Здесь же укажем еще на терминологическую небрежность, довольно распространенную в отечественной сельскохозяйственной литературе и свойственную также рассматриваемой книге, — считать семенами все, что высевается. У автора, ратующего в разных местах книги за выверенную научную терминологию, в эту категорию без всяких оговорок попадают плоды гречихи, семянки сложноцветных, мерикарпии зонтичных и, само собой, зерновки злаков. Последние и являются основным объектом анализа в книге. И тогда в ней, если следовать и дальше терминологической логике автора, в основном рассматривается не гетероспермия, а гетерокарпия и, таким образом, книга должна была бы получить название иное, что-то вроде «Основ гетерокарпологии».

Остановимся на теоретических — общебиологических и ботанических — вопросах, затронутых в книге, хотя, прямо скажем, обсуждение некоторых из них в книге по практическому семеноведению представляется явно необязательным и даже чужеродным. Уровень и образ их рассмотрения как раз и вызывает наиболее острую критику.

1-я глава «Гетероспермaтология как система биологических знаний» начинается с изложения понятий онтогенеза и жизненного цикла и их соотношения у растений. При этом автор подчеркивает, что «отсутствие единого подхода к терминологии приводит к путанице как в определении самих понятий, так и в методических решениях при изучении различных сторон индивидуального развития растений» (с. 7). «Распутывая» эти вопросы, автор приходит к такому выводу: онтогенез и жизненный цикл следует отождествлять. Он не может согласиться с теми, кто рассматривает их «как два разных и самостоятельных процесса» на том основании, что «все явления жизненного цикла осуществляются в процессе онтогенеза, пусть даже не одного поколения растений» (с. 8), не замечая противоречий в собственных мыслях. Поистине революционное «открытие» в биологии.

---

[1] Далее, останавливаясь на содержании книги, мы будем пользоваться термином «разнокачественность семян».

Другое «важное открытие» автора: «однолетних покрытосеменных растений не существует, поскольку жизненный цикл за один вегетационный сезон они пройти не могут» (с. 8), забывая при этом, что есть регионы, где растения развиваются без перерыва вегетации. С другой стороны, понятие «однолетник» лежит в другой «системе измерений» как классификационная единица жизненных форм растений.

Подобные рассуждения и «открытия» понадобились автору лишь для того, чтобы подвести читателя к глубокомысленному выводу: «Онтогенез начинается с образования зиготы и завершается смертью растения» (!). Он автору кажется бесспорным. Но это заблуждение. Даже допустив, что читателю из такой формулировки будет ясно, что речь в ней идет о смерти особи уже дочернего поколения, а не того, на котором развивается зигота, остаются вопросы и появляются контрдоводы. Известно даже учащемуся, что индивидуальное развитие у растений может иметь началом не только зиготу, но и спору, и разнообразные пропагулы вегетативного происхождения. Даже злаки — доминирующий объект, иллюстрирующий все и вся в книге, — могут начинать индивидуальное развитие не с зиготы (например, при апомиксисе). При таком подходе к онтогенезу неясно также, где начинается и чем заканчивается он, например, у двулетних растений культурной флоры.

Автор предлагает и свою схему периодизации онто- и органогенеза у растений. Он не доволен схемами предыдущих исследователей из-за их «стереотипных подходов» и, убежденный в необходимости строить систему онтогенеза «на принципах диалектической логики», — не вносит в свою схему ничего принципиально нового по сравнению с периодизацией онтогенеза М. Х. Чайлахяна и этапами органогенеза Ф. М. Куперман, работы которых в этом месте цитируются. Из текста можно заключить, что важным нововведением автора является такая мысль (оцени, читатель!): «Развитие зародыша и эндосперма необходимо рассматривать не как два этапа органогенеза, а как два процесса, протекающих на одном и том же этапе, называемом нами формированием семян» (с. 16).

Непринципиальные же изменения, произведенные автором, только ухудшают общее представление о классификации, вызывая много критических замечаний. Из последних отметим следующие: 1) система периодизации, хотя и объявляется универсальной, но таковой ни в коей мере не является, а приложима к некоторым злакам, причем с оговорками; 2) в связи с этим эмбриональный период в онтогенезе нельзя сводить лишь к формированию семян; 3) принципы выделения фаз онтогенеза не унифицированы — три фазы выделены по характеру питания, а две другие — по фенологическому или физиологическому состоянию особи; 4) по автору, за время своей жизни особь меняет 6 типов (!) питания (?); 5) смешанный тип питания обычно именуют миксотрофным (термин «мезотрофный», как у автора, имеет другой смысл), термин «эмбриональный» не является латинизированным, как в этом убеждает автор.

В 1-й главе рассматривается также вопрос о классификации разнокачественности семян. При всех издержках и достоинствах прежних классификаций в них были намечены плодотворные подходы к созданию универсальной классификации. В одной из них, разработанной нами совместно с Р. Е. Левиной (Войтенко, Левина, 1980; Левина, 1981),[2] впервые была предпринята попытка создать многомерную классификацию, в которой бы нашли отражение различия семян по признакам неоднородности, уровням и факторам ее проявления, а также по характеру наследования этого свойства.

Отдавая ей должное за широту подхода, Макрушин отвергает ее на таких основаниях: 1. К количественным признакам в ней отнесена парусность семян. Далее цитирую Макрушина: «Известно, что данное свойство обусловлено комплексом признаков (массой и плотностью, характером поверхности, формой, выполненностью ...), а потому никакими количественными показателями не выражается» (с. 18). Комментарии, думаю, излишни. Напомню лишь, что коэффициент парусности — это отношение площади наибольшего сечения диаспоры к ее весу (Хитрово, 1912); 2. «Классификация разработана на примере древесных пород и по этой причине не применима к сельскохозяйственным растениям». Утверждаю, что ее авторы никогда специально не работали с древесными растениями, а классификация носит универсальный характер. 3. «У Р. Е. Левиной отсутствует философское (вот так, не больше и не меньше — В. В.) обоснование принятого ею индуктивного подхода к разработке классификации» (с. 19).

Однако эти обстоятельства не помешали автору, предварительно заручившись поддержкой К. Маркса и Ф. Энгельса (процитированы сразу три их высказывания о дефинициях, дедукции и индукции), заимствовать для построения своей схемы абсолютно те же подходы, что у Левиной, хотя он об этом умалчивает. Принципы и подходы переняты, но нововведения автора, как и в случае с периодизацией онто- и органогенеза, свели ее к состоянию, невозможному для пользования.

Все разнообразие проявления разнокачественности семян у растений автор подразделил на четыре категории — популяционную, фамилиальную, матрикальную и изолокусную, как он пишет, «в зависимости от уровня действия факторов». Первое, что бросается в глаза — сразу же не выдерживается единый принцип классификации, ибо на разнокачественность семян последних двух категорий действуют факторы одного уровня — уровня особи.

Далее выявляется, что и популяционную разнокачественность (самую общую категорию в классификации) нельзя понимать в общепринятом смысле термина. Она распространяется лишь на семена, «имеющие одинаковое происхождение, но выращенные в разных условиях». А фамилиальная — свойственна потомству лишь одной особи («которое в селекции и семеноводстве принято называть семьей»). Следовательно, в классификации речь идет только о культурных сортах. Претензия автора на то, что предложена «более полная классификация» в сравнении с другими авторами, не состоялась. Она не носит универсального характера. В ней не сможет найти своего места, например, неоднородность семян сорняков конкретного агрофитоценоза. Даже разнокачественность семян озимой пшеницы разного происхождения должна быть вынесена за рамки представленной классификации.

Очень существенным обстоятельством, усугубляющим трудности при пользовании классификацией Макрушина, является то, что в любой сортовой популяции будут одновременно выступать факторы, определяющие кроме популяционной, еще фамилиальную, матрикальную и изолокусную разнокачественность. Отсюда приходим к выводу, что названные категории разнокачественности идентифицировать реально не удастся. Все эти сложности феномена разнокачественности и взаимосвязи факторов, ее вызывающих, в книге обходятся стороной; на них не акцентируется внимание. И классификация явления представляется схематичной и не до конца продуманной.

---

[2] В книге Р. Е. Левиной (1981) продублирована совместная классификация 1980 г.; на эту книгу и ссылается Макрушин.

В главе «Экологические основы гетероспермии» автор выступает как зачинатель еще одной «новой» науки — экологии семян. Он пишет: «Экология семян до последнего времени не выступала в роли самостоятельной отрасли науки и ее определение дано сравнительно недавно». Далее следует ссылка на собственную работу.

Замечу, что цитирование в книге вообще очень любопытно. Например, эта глава, по-существу, открывается фразой: «В мировой литературе ... экология привлекает все большее внимание» (с. 178). Далее в скобках указано более полутора десятков работ. Список открывает Макрушин своей работой 1979 г. «Семеноводство зерновых культур на промышленной основе». И только потом в этом списке затерялись сводки классиков современной экологии F. Pianka, D. Odum и других.

Так что же является предметом исследования экологии семян? По Макрушину, это «посевы, а также плоды и семена, используемые для дальнейшего размножения культуры, т. е. посевной материал» (с. 182). Можно, конечно, с улыбкой отвести упрек в столь вульгаризаторском представлении, вспомнив, что речь идет об агрономическом исследовании. Но зачем тогда автору перед подобным пассажем потребовалось нагромождать экологические проблемы, рассуждать на глобальные экологические темы, при этом попутно давать бесконечные определения из экологии? И после всего этого, раскрывая содержание экологии семян, ни единым словом не упомянуть, что уже в течение полутора столетий основным содержанием этого раздела экологии является экология распространения семян в природе (диссеминация) и не менее важным аспектом изучения является экология покоя семян и пути его преодоления.

Можно было бы продолжать с таким же результатом анализ общенаучных и биологических теоретических вопросов и положений в книге, благо, что их в ней поднимается предостаточно. Но уже приведенный материал вскрывает малокомпетентный уровень их авторского осмысления и делает дальнейшую работу в этом направлении непродуктивной.

Что касается содержания книги, посвященного непосредственно узким и специальным вопросам практического семеноводства, то они изложены на уровне обычных компилятивных работ — цитата—ссылка, цитата—ссылка. Иногда даже трудно бывает выявить отношение автора к цитируемому источнику.

Но вот что в этой связи вызывает серьезное недоумение. В начале книги автор заявил: «Предметом гетероспермазологии являются образцы семян, различающиеся по тем или иным признакам и свойствам. Поскольку эту отрасль науки можно понимать как сравнительное семеноведение, то объектов исследования должно быть не менее двух» (с. 5). Посмотрев с этой стороны на названия основных разделов и глав книги и не зная названия, можно подумать, что это оглавление типичной книги по практическому семеноводству. Тщетно на протяжении всей книги мы будем искать элементы сравнительного семеноведения, сопоставления семенных образцов по своим признакам и свойствам. Это в книге практически отсутствует.

Здесь очень кстати привести высказывание крупного отечественного семеноведа И. Г. Строны, который 30 лет назад точно выявил сущность зарождающейся научной проблемы и определил пути ее развития: «Создается новое направление в семеноведении, которое ставит в основу изучения отдельное семя или их группу, а не семенную партию в целом, изучает факторы, которые создают разнокачественность семян с тем, чтобы в дальнейшем использовать в семеноводстве факторы, ведущие к положительной разнокачественности (с точки зрения хозяйственной)» (Строна, 1962 : 69).

Через 3 десятилетия читатель, знакомясь уже со специальной книгой по этой проблеме, так до конца и не выяснит, что же такое гетероспермазология, в чем ее основные принципы, почему назрела необходимость в новой науке, где ее границы. По всей видимости и сам автор до конца не разобрался в этом. В начале книги он писал: «Если изучение гетероспермии включить в семеноведение, то придется значительно расширить круг его вопросов, который и без того достаточно большой. ...В связи с этим мы считаем целесообразным все вопросы, касающиеся гетероспермии, выделить в отдельную систему биологических знаний — гетероспермaтологию» (с. 5).

А вот к чему пришел автор в «Заключении» книги: «Гетероспермaтология по своему содержанию не исключает семеноведение как науку, а составляет его важнейшую часть (разрядка наша — В. В.)» (с. 265).

Встает закономерный вопрос: для чего же создавалась новая наука и книга по ней?

Еще более ухудшает общее впечатление от книги целый ряд авторских и редакторских просчетов. Ее чтение и понимание смысла затрудняют сумбурность изложения, частые повторы, нестыковка мыслей, неряшливость их словесного выражения, излишнее нагромождение всевозможных определений, часто неточных и не связанных с темой книги непосредственно и с последующим текстом.

Для сводной работы, каковой является рецензируемая книга, большое значение имеет строгое соблюдение правил цитирования и точность и выверенность библиографического аппарата. Но они не выдерживают никакой критики. Укажем на ляпсусы, наиболее бросающиеся в глаза.

Десятки работ и авторов, упомянутых в тексте, оказались не учтенными в «Литературе». Вот случайно выбранные примеры: на с. 68 содержатся ссылки на 9 публикаций, из них 3 отсутствуют в списке литературы; соответственно соотношение на с. 178 — 19 и 6, на с. 228 — 13 и 12, на с. 247 — 7 и 6 работ. Если это не оплошность, а так задумано автором и редактором (хотя об этом не заявлено), то каков был принцип отбора? В библиографии указано, например, немало тезисов, но не отражена цитируемая Макрушиным многократно книга Е. Г. Кизиловой (1974), посвященная разнокачественности семян.

Даже неполная библиография составлена крайне небрежно и без всяких правил: иногда не указываются названия цитируемых работ (Clarke) или указываются неточно и с ошибками (Бартков, 1973; Mae, Ohira, 1981; Morey, Morey, 1959); годы издания работ в списке литературы не соответствуют тем, что фигурируют в тексте или могут быть совсем не указаны (Lond); очень часто при журнальных статьях не указаны номера томов, выпусков, страницы; сокращения для периодических журналов выбираются произвольно (например, журнал «Seed Science and Technology» упомянут в «Литературе» трижды и каждый раз сокращен по-разному); одно и то же издание в «Литературе» можно не узнать (ср. библиографическое описание статьи Dokič и опубликованной в этом же журнале статьи Michalik и Maxianova); в тексте и библиографии искажены фамилии авторов (И. А. Иванову автор превратил в Иванова, Ляшук в Лящук, Т. В. Далецкую в Дарлецкую; особенно не повезло иностранным авторам, которые фигурируют под разными именами — Odom и Odum, Nishigama и Nishiyama, Kermicle и Kenmicle). Некоторые ляпсусы трудно идентифицировать: то ли это ошибки, то ли опечатки — например, покрытосеменные растения пишутся то как Angios // perms, то как Angios-perms, но никогда правильно. Создается ощущение, что после машинистки библиографический раздел книги не читали ни автор, ни редактор, ни корректор.

Заключая, подытожим: притязания автора на новую науку и заложение ее основ, мягко говоря, не оправдались. Вышла книга, с общенаучных позиций лишенная четкой концепции, претенциозная и невысокого уровня с общебиологической точки зрения, а оценивая с практических и семеноведческих подходов — малоинформативная и малосодержательная. Все это в сочетании с общей низкой культурой издания и вызывает в целом неодобрительное к ней отношение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И. Ботаника. М.: Просвещение, 1978. 480 с. — *Войтенко В. Ф.* Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 3. С. 281—297. — *Войтенко В. Ф.* Разнокачественность семян и гетероспермия: о сущности понятий // Селекция и семеноводство. 1991. № 3. С. 56—59. — *Войтенко В. Ф., Левина Р. Е.* К изучению типов неоднородности семян // Методические указания по семеноведению интродуцентов. М.: Наука, 1980. С. 27—31. — *Кизилова Е. Г.* Разнокачественность семян и ее агрономическое значение. Киев: Урожай, 1974. 216 с. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с. — *Словарь* ботанических терминов / Под ред. И. А. Дудки. Киев: Наук. думка, 1984. 307 с. — *Строна И. Г.* К вопросу о разнокачественности семян и методах ее оценки // Тр. Укр. НИИ растениеводства, сел. и ген. 1962. Т. 7. С. 69—76. — *Хитрово В. Н.* О парусности зачатков полевых сорняков различных горизонтов // Тр. бюро по прикладной ботанике. СПб., 1912. Т. 5. С. 101—138. — *Nicotra L.* Eterocarpia ed eterospermia // Bull. Soc. bot. ital. 1898. T. 12. P. 213—216.

В. Ф. Войтенко

Ульяновский педагогический
институт

Получено 25 IX 1990

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 9

А. Р. Ишбирдин, Б. М. Миркин, А. И. Соломещ, М. Т. Сахапов. Синтаксономия, экология и динамика рудеральных сообществ Башкирии / Отв. ред. Б. М. Миркин. — Уфа: БНЦ УрО АН СССР, 1986. 161 с. Т. 500 экз. Ц. 1 р. 20 к.

V. V. TUGANAYEV. *A. R. ISHBIRDIN, B. M. MIRKIN, A. I. SOLOMESHCH, M. T. SAKHAPOV.* SYNTAXONOMY, ECOLOGY AND DYNAMICS OF RUDERAL COMMUNITIES OF BASHKIRIJA. 1986

Во всем мире в структуре растительного покрова с каждым годом возрастает доля рудеральных сообществ. Такая тенденция имеет место и в нашей стране. Но в отличие от европейских стран в отечественной геоботанической литературе рудеральная растительность освещена слабо. По крайне мере крупные сводки отсутствуют. Имеющиеся материалы по ценологии рудеральных растений Украины, Литвы, Якутии и некоторых других районов содержатся в разных журналах и сборниках научных работ. Рецензируемая книга является первой крупной работой в СССР по рудеральной растительности. В ней дается полный синтаксономический обзор рудеральных сообществ одного из крупных регионов страны — Башкирской АССР. В основу коллективной монографии положены 3-летние исследования авторов (ок. 5000 описаний), в ней использованы значительные публикации по характеристике рудеральной растительности европейских стран. В качестве фундаментальной концепции авторами монографии приняты методологические установки флористического направления Браун-Бланке. При установлении высших синтаксономических единиц ими заимствован опыт чешских фитосоциологов, при выделении остальных синтаксонов руководящим принципом явилась, по-видимому, степень их естественной обособленности, выявляемая при табличной обработке. Авторами выполнен титанический труд как на этапе сбора материала, так и при его обработке и составлении продромуса. Кроме классификационных построений ими же проведены ординационные исследования и хозяйственная типология.

После краткого предисловия (с. 3—4) и характеристики природно-климатических условий Башкирии (с. 4—6) дается обзор сообществ рудеральной растительности рассматриваемой территории. Он представлен продромусом изученных сообществ (с. 6—12). Характеристике синтаксонов отводится значительная часть книги (с. 12—115). Ординационные исследования (градиенты, факторный и композиционный анализы растительности) подчинены задачам классификации, они подтверждают объективность классификационных изысканий и построений (с. 116—141). Завершает основную часть книги раздел, в котором обсуждается место и роль рудеральных сообществ в растительном покрове, использование растений вторичных местообитаний в быту, дается хозяйственная типология рудеральных сообществ, включающая 11 типов и 5 вариантов. В заключении указывается на необходимость дальнейшего изучения рудеральной растительности.

Книга несомненно сыграет важную роль в исследовании растительности СССР. В ней характеризуются практически все основные рудеральные сообщества Башкирии на международном языке Браун-Бланке,, понятном всем европейским фитоценологам. Авторам, несмотря на использование довольно жестко регламентированной ситаксономической системы, удалось установить региональную особенность рудеральной растительности Башкирии. Так, из 39 выделенных ассоциаций 31 оказалась новой для науки. Это не считая субассоциаций и вариантов. Кроме того, описан новый класс Polygonum—Artemisietae austriaceae Mirk., Sach. et Solm. in Mirk. etc., 1986, объединяющий сообщества сбитых пастбищ степной зоны, и союз Salsolo—Atriplicion nitentis Ish. et Fjodorow in Mirk. etc., 1986, характеризующий сообщества техногенных субстратов и отвалов.

При характеристике высших синтаксонов (классов, порядков и союзов) указываются экология, морфологическое строение и диагностические виды; сводные таблицы ассоциаций позволяют получить представление о составе и некоторых других параметрах сообществ (проективное покрытие, высота травостоя, количество и постоянство видов), объединенных в одну основную синтаксономическую единицу. Хочется надеяться, что авторы со временем переиздадут книгу в более подробном и расширенном варианте, и в связи с этим целесообразно сделать некоторые, на наш взгляд, наиболее существенные замечания.

1. Авторами не указывается объем объекта исследования — рудеральной растительности и не показано ее место в системе других сообществ. Не дана также система типов местообитаний, экология рудеральных растений.

2. В работе, посвященной антропогенной растительности, должен быть раздел по истории и современному состоянию хозяйственной деятельности человека.

3. Чрезмерно конспективно составлен раздел «Обзор сообществ рудеральной растительности». Здесь следовало бы критически рассмотреть существующие продромусы по отдельным европейским регионам и обосновать, почему авторы остановились на синтаксономическом построении чешских фитосоциологов. Это сделать тем более необходимо, что среди европейских сигматиков нет такого полного единства, как это порой представляется тем, кто слабо знаком с флористическим направлением.

4. Цель ординационных исследований — подтвердить высокий уровень объективности выделенных единиц — оказалась слишком ограниченной. При такой постановке, конечно же, необходимые доказательства получаются сами по себе. Тем более что в процессе обработки описаний отклонения легко устраняются путем исключения из таблиц «лишних» описаний. Так что все сообщества в пределах одного фитоценона оказываются и флористически, и экологически выдержанными. В связи с этим ординационные построения как бы являются сами собой разумеющимися и в них отпадает особая надобность. Но тем не менее материалы этого раздела исключительно интересны, и поэтому статус его можно было поднять до уровня равнорангового с разделом о классификации.

5. Синантропная флора довольно сложна в систематическом отношении. В ее сложении активную роль принимают адвентивные виды из родов *Atriplex, Chenopodium, Elymus, Salsola, Polygonum* и др. И в дальнейшем авторам следует уделить особое внимание систематическому составу компонентов рудеральной растительности. Это позволит улучшить классификацию.

Но в целом коллективная монография как научный труд удалась. Благодаря неутомимому труду уфимских геоботаников и прежде всего их лидера профессора Б. М. Миркина, рудеральная растительность одного из крупнейших регионов страны получила довольно подробное фитоценотическое освещение, и отечественная геоботаника обогатилась интересным и нужным исследованием. Трудности первопроходцев взял на себя небольшой, дружный коллектив, и за это он заслуживает глубокой благодарности.

* * *

Вслед за рецензируемой коллективной монографией появилась серия работ по синантропной растительности:

Миркин Б. М., Соломещ А. И. Синтаксономия синантропной растительности: современное состояние и тенденция развития // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50, № 3;

Соломещ А. И., Миркин Б. М., Наумова Г. Л. Современное состояние синтаксономии рудеральной растительности // Усп. совр. биол. 1989. Т. 107, вып. 3;

Mirkin B. M., Solomeshch A. I., Isbirdin A. R., Sachapov M. T. The ruderal vegetation of Baskiria // Fed. Rep. Berlin. 1989. Vol. 100, N 7—10.

В статье, опубликованной в «Журнале общей биологии», подробнее, чем в монографии, нашли отражение особенности рудеральных сообществ и дедуктивные методы классификации. В «Успехах современной биологии» сформулированы весьма существенные выводы об отражении в синтаксономии высших единиц рудеральной растительности — сукцессионных отношений, об использовании при выделении ассоциаций одного или нескольких доминирующих видов, характеризующих определенную сукцессионную стадию рудеральной растительности (с. 460). Это является новым методическим приемом в классификации растительности, основанной на флористических началах. В названной статье более подробно рассматривается состояние синтаксономии в Европе и в нашей стране. Приводится пример синтаксономической коррекции диагностических блоков, дан анализ некоторых недостатков, имевших место в публикациях по рудеральной растительности СССР. Статья в «Feddes Repertorium» — полное повторение синтаксономической части монографии.

И наконец, следует упомянуть еще одну статью этих же авторов (*Миркин Б. М., Соломещ А. И., Хазиахметов Р. М.* Рудеральные сообщества как источник растительных ресурсов. // Усп. совр. биол. 1988. Т. 106, вып. 2), в которой рудеральная растительность рассматривается как источник кормовых, медоносных и других полезных растений.

В. В. Туганаев.

Удмуртский государственный университет
Ижевск

Получено 6 VI 1990

CONTENTS

Page

Kosenko V. N. Pollen morphology in the genus *Fritillaria* (*Liliaceae*) 1201
Kravtsova T. I. Carpological characteristics of representatives of the genus *Parietaria* (*Urticaceae*). Fruit and seed 1211
Malyasova E. S., Novikov S. M., Usova L. I. Dynamics of peat accumulation and the formation of palsa mires in the Western Siberia 1227
Holod S. S. Classification of phytocatenas of mountain slopes of the Central Chukotka. The morphological aspect 1239
Safronova I. N. Botanical and geographical subdivision of Mangyshlak 1250
Kuperman I. A., Khitrovo E. V. Dark respiration and biomass production of *Medicago falcata* (*Fabaceae*) ecotypes in the artificial phytocoenose 1263

COMMUNICATIONS 1273

Shtephyrtza A. G. The genera *Cedrela* (*Meliaceae*) and *Sapindus* (*Sapindaceae*) of the Early Sarmatian flora of Bursuk (Moldova) 1273
Zemskova E. A., Popova T. N. The palynomorphological investigation of the genus *Onosma* (*Boraginaceae*) 1279
Ivanov A. M. The structure and morphogenesis of the *Ribes nigrum* (*Grossulariaceae*) shrub of the flora of Tajikistan 1292
Zhilyaev G. G. The seasonal development and morphogenesis of *Petasites kablikianus* (*Asteraceae*) in plant communities of the Carpathians 1298
Antipina G. S., Tishchenko M. A. The algal production in soils of upland meadows of the Karelia 1303
Ukraintseva V. V. The history of biogeocoenoses of the Taimyr during the last 55 thousand years 1308

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1317

Budantzev A. L. A synopsis of the species of the genus *Nepeta* (*Lamiaceae*). The sections *Capituliferae* and *Denudatae* 1317

FLORISTIC FINDINGS 1323

Kuliev A. N., Morozov V. V. New data on distribution of vascular plants in the Pay-Hoy and Polar Ural 1323

CHROMOSOME NUMBERS 1331

Sorokin S. N. Chromosome numbers in the members of the family *Poaceae* from the European part of the USSR 1331

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1333

Voytenko V. F. *N. M. Makrushin*. Principles of heterospermatology. 1989 1333
Tuganayev V. V. *A. R. Ishbirdin, B. M. Mirkin, A. I. Solomeshch, M. T. Sakhapov*. Syntaxonomy, ecology and dynamics of ruderal communities of Bashkirija. 1986 1339

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы рода *Fritillaria* (*Liliaceae*) 1201
Кравцова Т. И. Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Плод и семя 1211
Малясова Е. С., Новиков С. М., Усова Л. И. Динамика торфонакопления и процесс образования бугристых болот Западной Сибири 1227
Холод С. С. Классификация фитокатен горных склонов Центральной Чукотки. Морфологический аспект 1239
Сафронова И. Н. Ботанико-географическое районирование Мангышлака 1250
Куперман И. А., Хитрово Е. В. Дыхание и продуктивность экотипов *Medicago falcata* (*Fabaceae*) в искусственном фитоценозе 1263

СООБЩЕНИЯ 1273

Штефырца А. Г. Роды *Cedrela* (*Meliaceae*) и *Sapindus* (*Sapindaceae*) раннесарматской флоры Бурсука (Молдова) 1273
Земскова Е. А., Попова Т. Н. Палиноморфологическое исследование рода *Onosma* (*Boraginaceae*) 1279
Иванов А. М. Структура и морфогенез куста *Ribes nigrum* (*Grossulariaceae*) из флоры Таджикистана 1292
Жиляев Г. Г. Сезонное развитие и морфогенез *Petasites kablikianus* (*Asteraceae*) в растительных сообществах Карпат 1298
Антипина Г. С., Тищенко М. А. Продукция водорослей в почвах суходольных лугов Карелии 1303
Украинцева В. В. История биогеоценозов Таймыра за последние 55 тысяч лет 1308

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1317

Буданцев А. Л. Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Capituliferae* и *Denudatae* . 1317

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1323

Кулиев А. Н., Морозов В. В. Новые данные о распространении сосудистых растений на Пай-Хое и Полярном Урале 1323

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1331

Сорокин С. Н. Числа хромосом представителей семейства *Poaceae* европейской части СССР 1331

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1333

Войтенко В. Ф. *Н. М. Макрушин.* Основы гетероспермaтологии. 1989 1333
Туганаев В. В. *А. Р. Ишбирдин, Б. М. Миркин, А. И. Соломещ, М. Т. Сахапов.* Синтаксономия, экология и динамика рудеральных сообществ Башкирии. 1986 1339

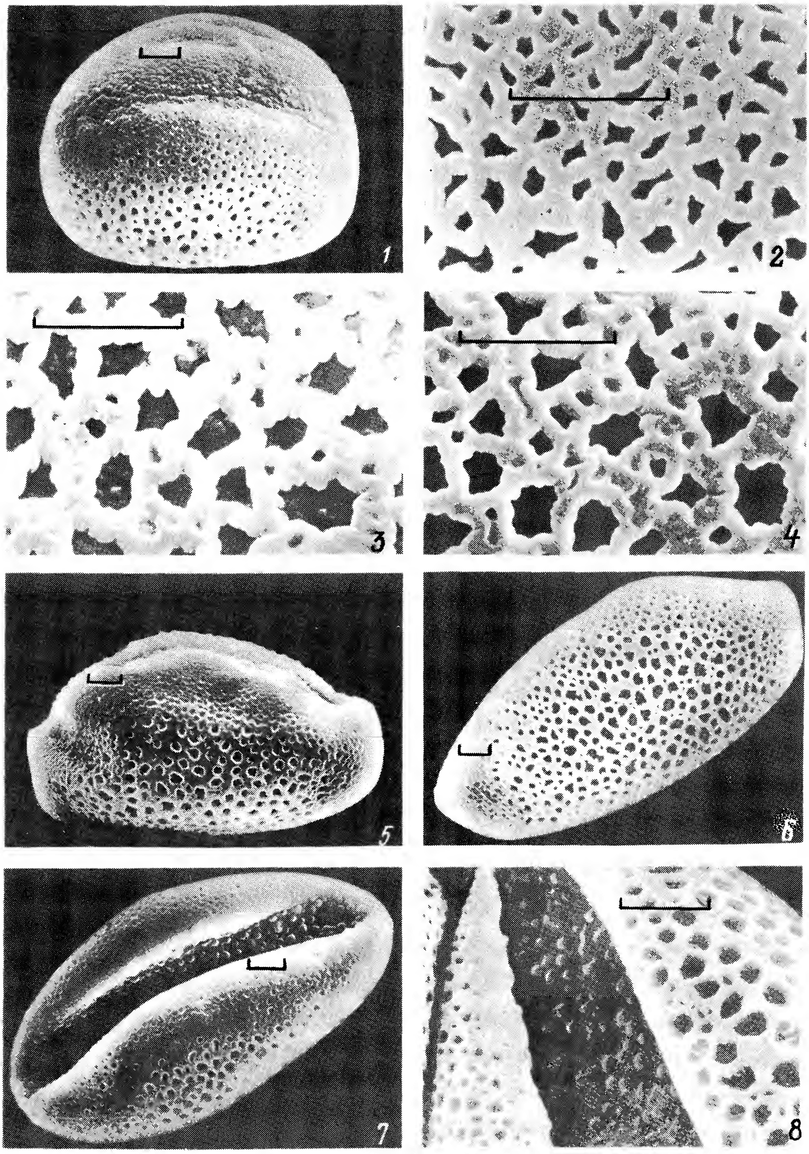


Таблица I. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов рода *Fritillaria*.

1 — *F. kotschyana*; *2* — *F. latifolia*; *3* — *F. collina*; *4—7* — *F. orientalis*; *8* — *F. walujewii*. *1*, *5—7* — общий вид дистально-однобороздных пыльцевых зерен; *2* — мелкосетчатая экзина; *3*, *4* — сетчатая экзина; *8* — крупнобугорчатая мембрана борозды. Масштабная линейка — 5 мкм.

К с. 1205

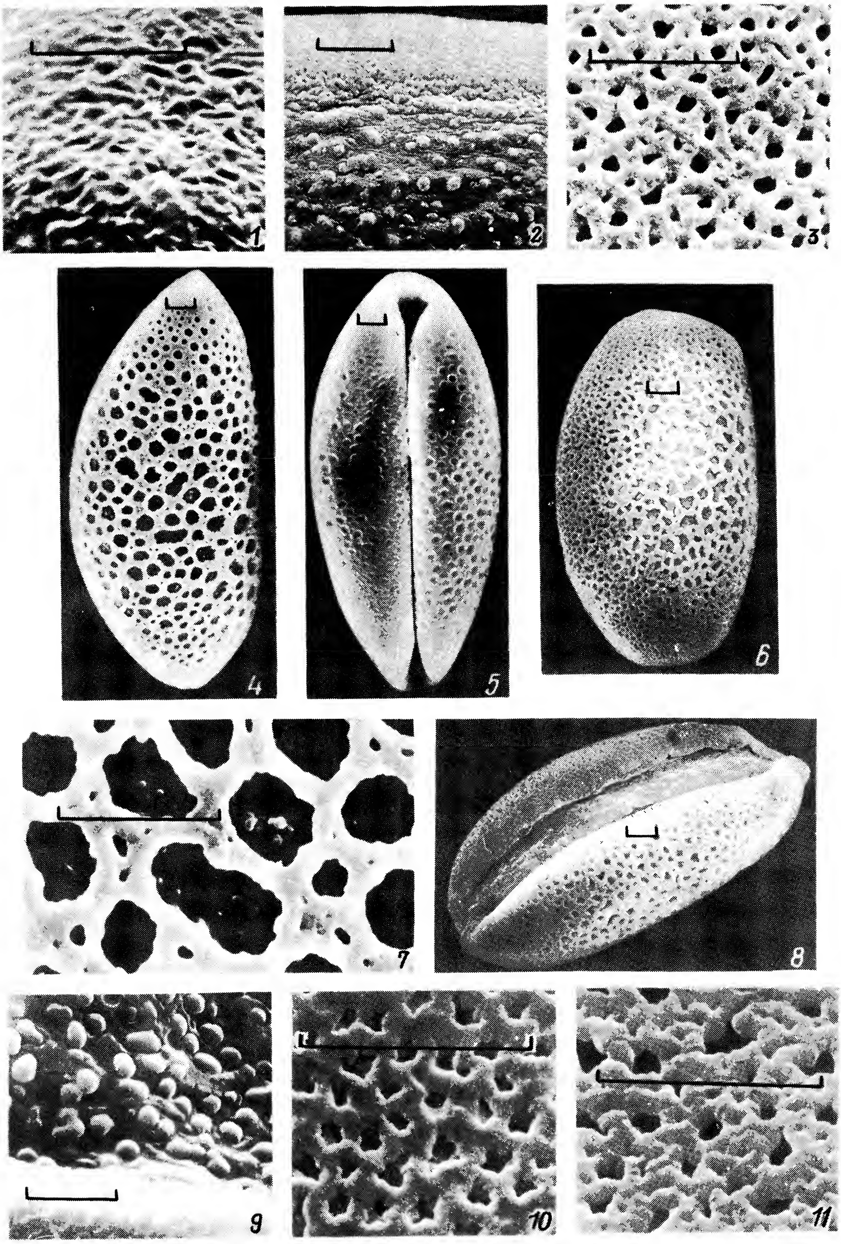


Таблица II. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов рода *Fritillaria*.

1 — F. armena; *2, 3 — F. caucasica*; *4, 5, 7 — F. zagrica*; *6 — F. pallidiflora*; *8 — F. walujewii*; *9 — F. michailovskyi*; *10 — F. bucharica*; *11 — F. persica*. *1* — ямчато-складчатая экзина; *2* — бугорчатая мембрана борозды; *3* — мелкосетчатая экзина со сплошными стенками ячей; *4—6, 8* — общий вид дистально-1-бороздных пыльцевых зерен; *7* — сетчатая экзина со сплошными стенками ячей; *9* — крупнобугорчатая бороздная мембрана; *10, 11* — мелкосетчатая экзина с дробными стенками ячей. Масштабная линейка — 5 мкм.

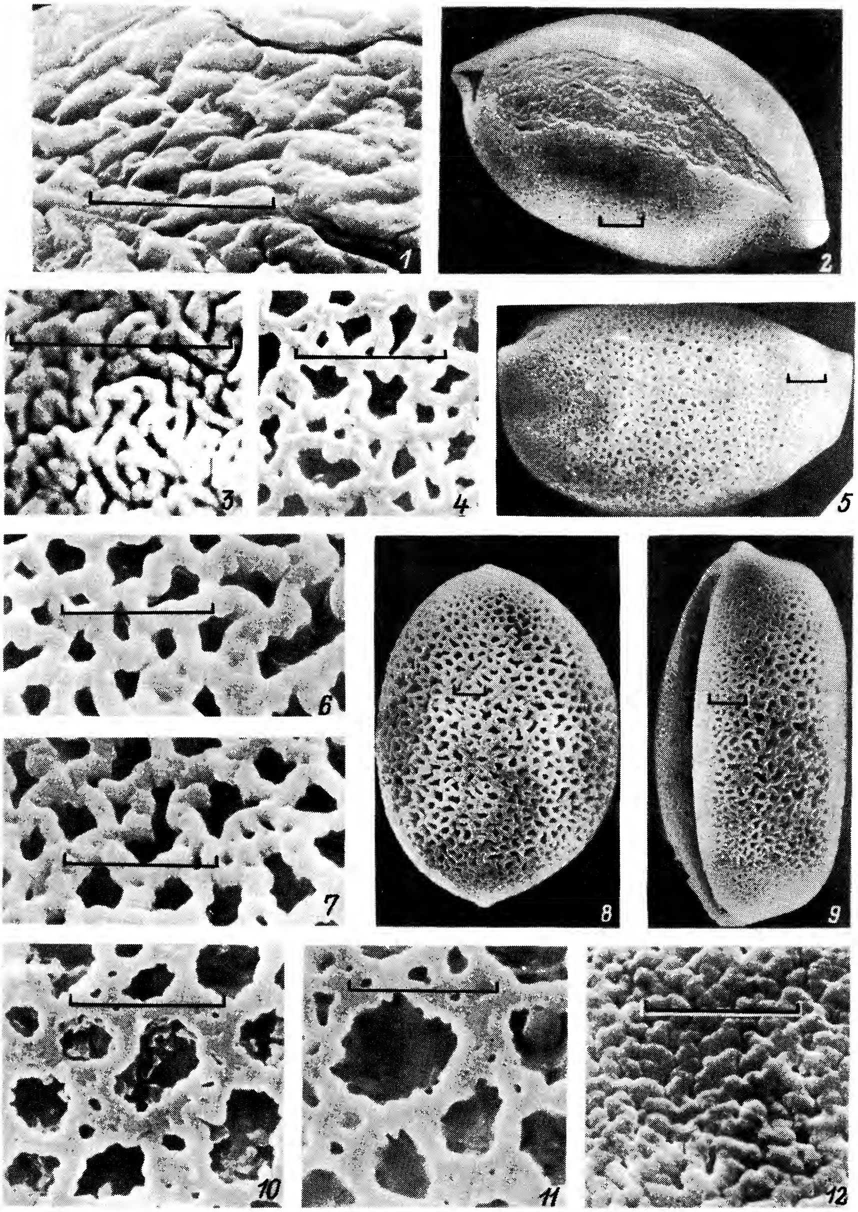


Таблица III. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов рода *Fritillaria*

1 — *F. persica*; *2* — *F. bucharica*; *3* — *F. gibbosa*; *4*, *5* — *F. stenanthera*; *6* — *F. affinis*; *7—9* — *F. biflora*; *10* — *F. recurva*; *11* — *F. liliacea*; *12* — *F. pudica*. *1* — складчато-крупнобугорчатая мембрана борозды; *2*, *5*, *8*, *9* — общий вид пыльцевых зерен; *3* — неравно-бугорчатая экзина; *4* — сетчатая экзина; *6*, *7*, *10*, *11* — крупносетчатая экзина со сплошными стенками ячей; *12* — мелкосетчатая экзина с дробными стенками ячей. Масштабная линейка — 5 мкм.

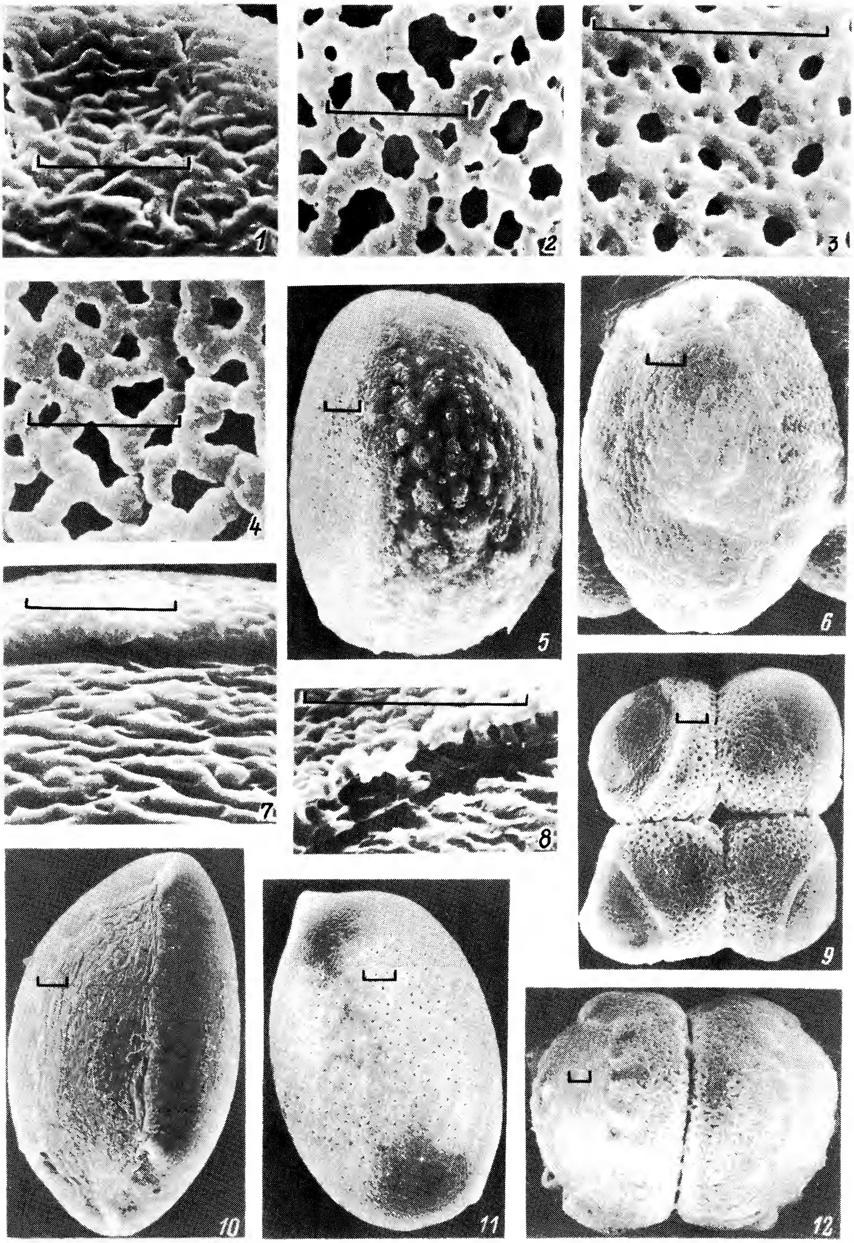


Таблица IV. Пыльцевые зерна и строение экзины видов рода *Fritillaria*.

1, 8 — *F. imperialis*; *2, 6, 9, 12* — *F. eduardii*; *3, 7, 10, 11* — *F. sewerzowii*; *4, 5* — *F. raddeana*. *1* — ямчато-складчатая экзина; *2, 4* — крупносетчатая экзина с дробными стенками ячей; *3* — мелкосетчатая экзина со сплошными стенками ячей; *5, 6, 10* — дистальная поверхность пыльцевых зерен; *7* — складчато-крупнобугорчатая бороздная мембрана; *8* — скол столбиковой эктэкзины; *9* — тетрада; *11* — проксимальная поверхность пыльцевого зерна; *12* — диада. Масштабная линейка — 5 мкм.

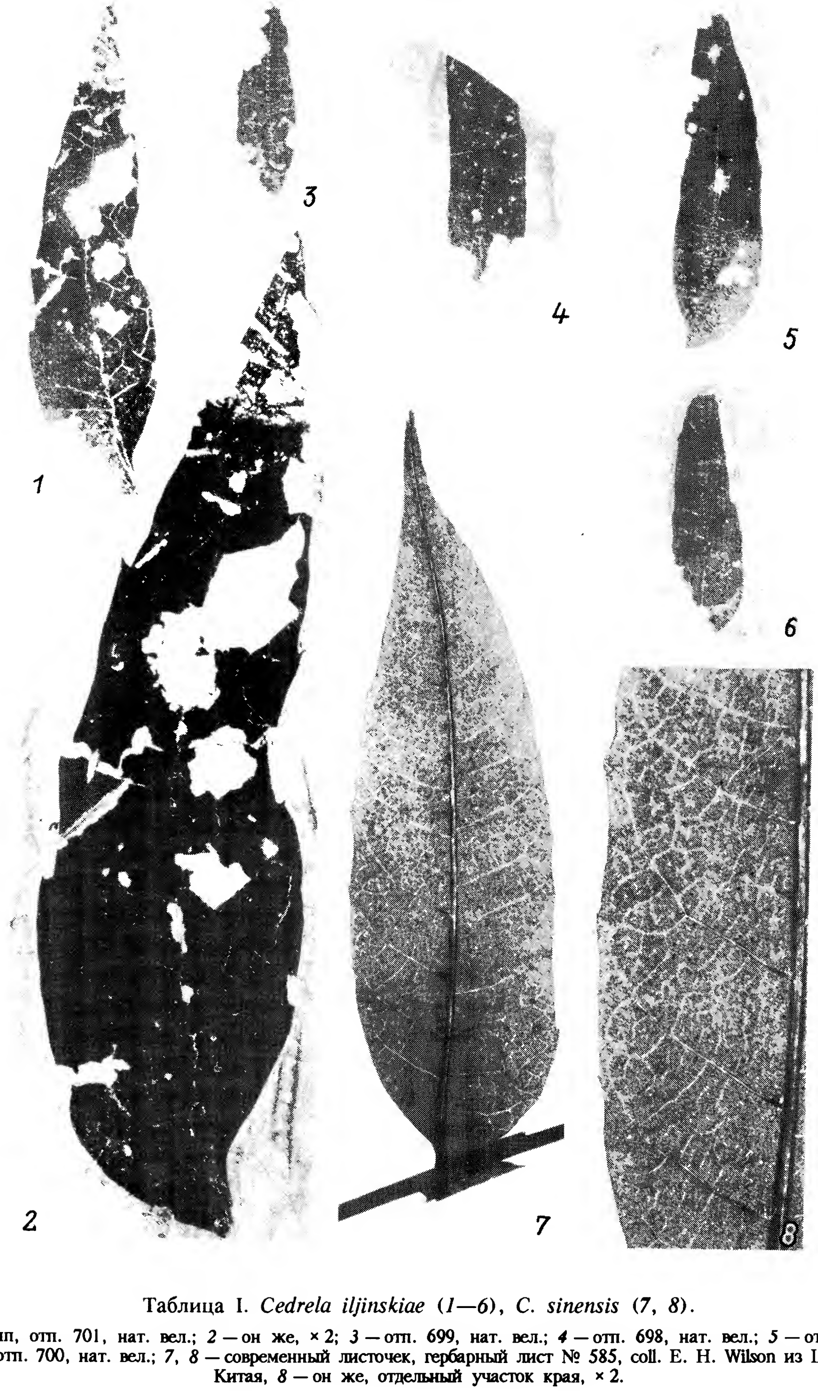
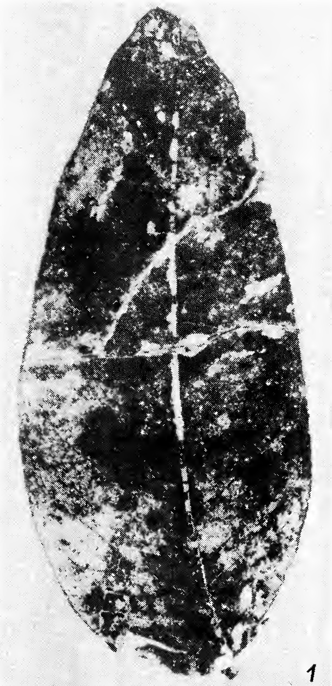
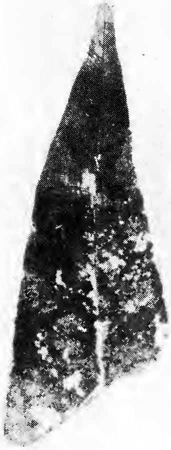


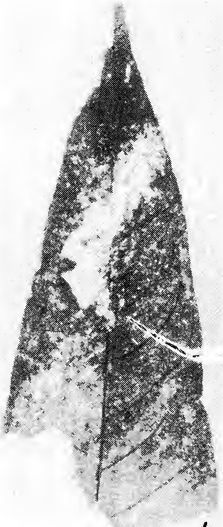
Таблица I. *Cedrela iljinskiae* (*1—6*), *C. sinensis* (*7*, *8*).

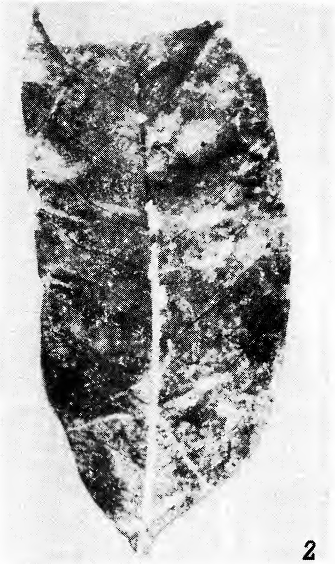
1 — голотип, отп. 701, нат. вел.; *2* — он же, × 2; *3* — отп. 699, нат. вел.; *4* — отп. 698, нат. вел.; *5* — отп. 191, нат. вел.; *6* — отп. 700, нат. вел.; *7*, *8* — современный листочек, гербарный лист № 585, coll. E. H. Wilson из Центрального Китая, *8* — он же, отдельный участок края, × 2.

К с. 1276


1


3


4


2

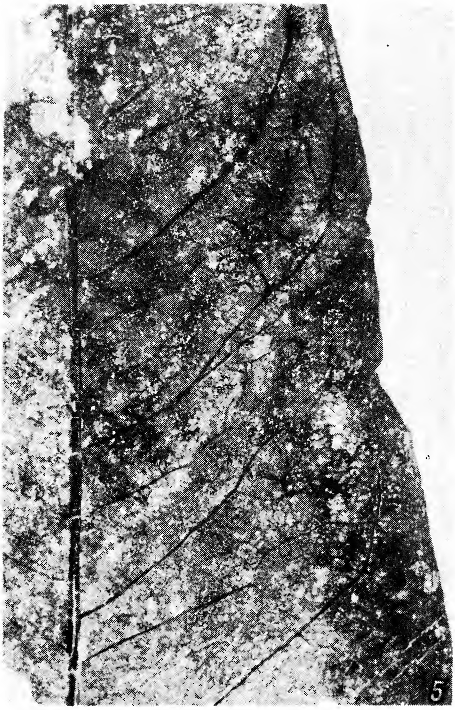

5

Таблица II. *Sapindus cupanioides* (*1—5*).

1 — отп. 584, нат. вел.; *2* — отп. 583, нат. вел.; *3* — отп. 848, нат. вел.; *4* — отп. 847, нат. вел.; *5* — он же, участок листочка с хорошо видным жилкованием, × 3.

К ст. Е. А. Земсковой, Т. Н. Поповой, с. 1280

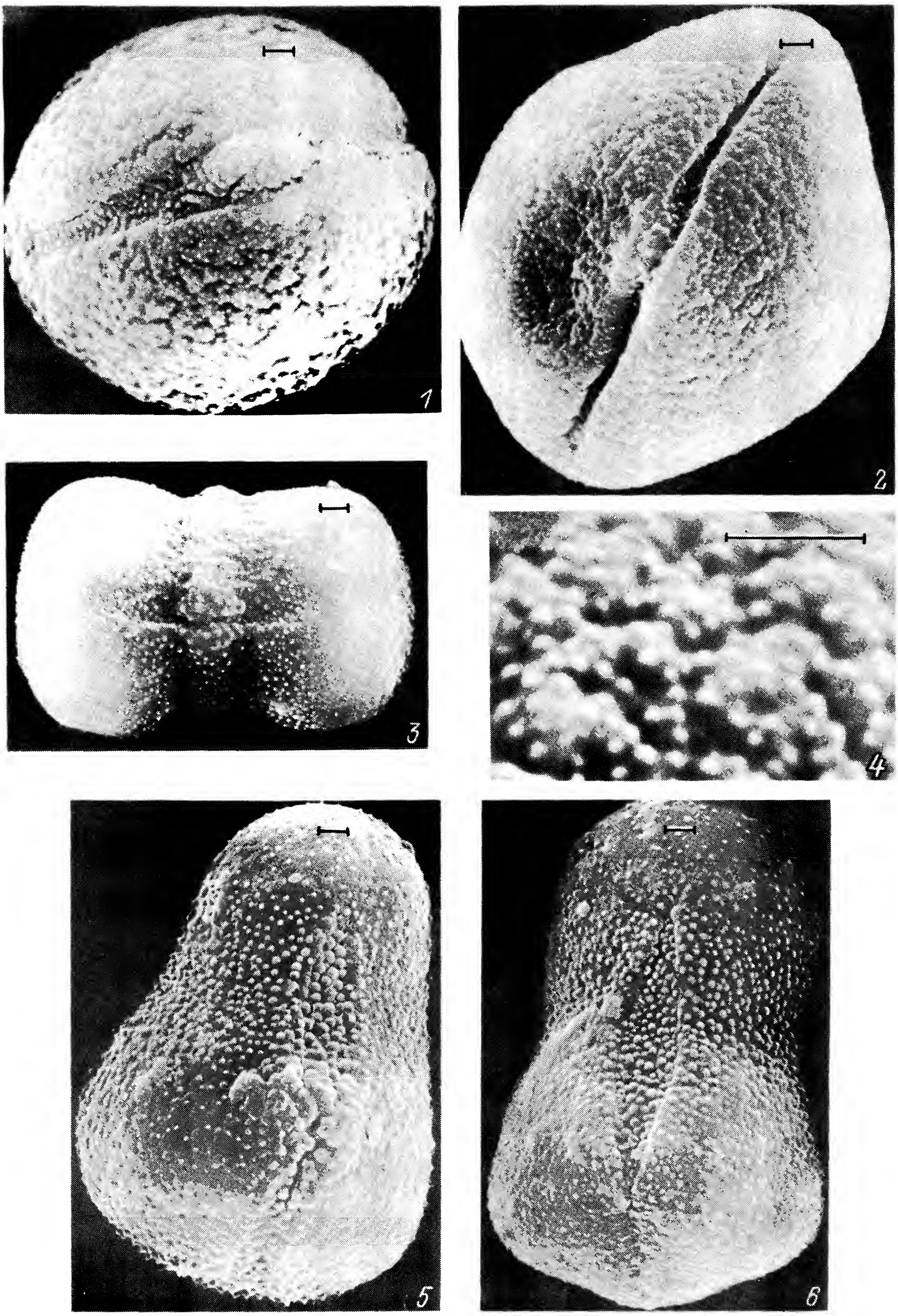


Таблица I. Пыльцевые зерна видов рода *Onosma*.

1 — *O. zerizamina*, общий вид пыльцевого зерна (ПЗ) с экватора; *2, 4* — *O. exserta*: *2* — вид ПЗ с экватора, *4* — поверхность экзины; *3* — *O. emodi*, вид ПЗ с экватора; *5* — *O. transrhymnensis*, то же; *6* — *O. graeca*, то же.

К с. 1280

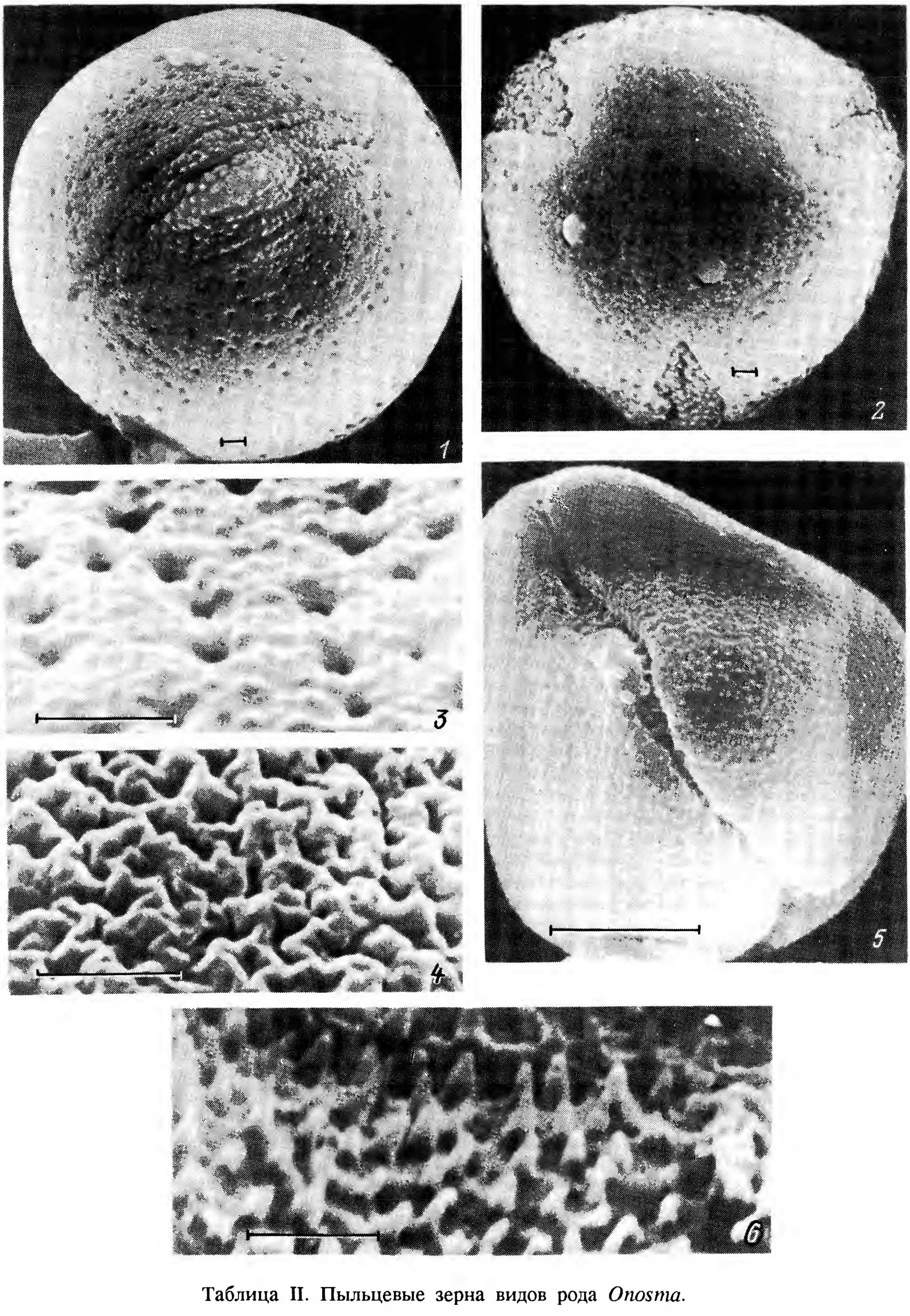


Таблица II. Пыльцевые зерна видов рода *Onosma*.

1—3 — *O. maracandica*: *1* — общий вид ПЗ с экватора, *2* — вид ПЗ с полюса, *3* — поверхность экзины; *4* — *O. potaninii*, поверхность экзины; *5* — *O. obtusifolia*, вид ПЗ с экватора; *6* — *O. tricerosperma*, поверхность экзины.

2 р. 70 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 9. 1201—1344.